FLORA

ODER ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

HERAUSGEGEBEN VON

DR. O. RENNER

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

NEUE FOLGE. 33. BAND

DER GANZEN REIHE 133. BAND

VIERTES (SCHLUSS-)HEFT

MIT 70 ABBILDUNGEN IM TE

Nachlaß von Prof. N. Malta

JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1939

Flora. N. F. Band 33	Heft 4	S. 345—492, Jena, 10. 7. 1939

Inhaltsverzeichnis.

Seite

SOONG, TUH-FAUNG, Beitrag zur Cytologie der Uredinee *Ochropsora Sorbi* Diet. Mit 15 Abbildungen im Text . . . . . 345—364

ZEMKE, ERIKA, Anatomische Untersuchungen an Pflanzen der Namibwüste (Deutsch-Südwestafrika). Mit 30 Abbildungen im Text 365—416

ZIMMERMANN, WALTER, Genetische Untersuchungen an *Pulsatilla* IV. Die Entwicklung des *Pulsatilla*-Blattes als Grundlage für die Blattgenetik. Mit 25 Abbildungen im Text . . . . . 417—492

Bandtitel und Inhalt

Die „Flora" erscheint zwanglos in einzeln berechneten Heften. Je 4 Hefte bilden einen Band. Im Jahre 1939 wird ein Band ausgegeben, dessen Gesamtpreis RM 40.— nicht überschreiten wird.

*Manuskripte in deutscher Sprache, völlig druckfertig in Maschinenschrift, sind zu richten an Prof. Dr. O. **Renner**, Jena, Botanisches Institut.*

Äußerste Kürze wird allen Mitarbeitern zur Pflicht gemacht. Tabellen und Abbildungen sind auf das unumgänglich Nötige zu beschränken.

Verfassernamen sind dort, wo sie im Druck hervorgehoben werden sollen — nicht grundsätzlich, z. B. nicht bei öfterer Wiederholung — gerade zu unterstreichen, lateinische Namen sind gewellt zu unterstreichen. Die Texte zu den Abbildungen sind auf besonderem Blatt gesammelt beizugeben.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Pflanzenforschung

Herausgegeben von Prof. Dr. **R. Kolkwitz**, Berlin-Dahlem

Zuletzt erschien:

Heft 21:

Die Algenflora der Mulde

Ein Beitrag zur Biologie saprober Flüsse

Von

Dr. Heinz Schroeder

Mit 6 Abbildungen im Text und 1 Tafel

VI, 88 S. gr.8° 1939 RM 6.—

Die Mulde gehört zu den Flüssen, die besonders stark unter dem Einfluß von Mensch und Industrie stehen. Ihr Wasser dient überall gewerblichen Zwecken sowie im Oberlauf auch der Trinkwasserversorgung. Es ist daher bei ihrer weitgehenden und wechselvollen Inanspruchnahme lehrreich, den Einfluß der häuslichen und industriellen Abwässer auf die Mikroflora und -fauna kennenzulernen, weil diese bei der biologischen Selbstreinigung der Gewässer eine große Rolle spielen; bei einer Überlastung mit organischen Abfällen und Giftstoffen wird diese Selbstreinigung jedoch vielfach stark gestört. Es treten dann Fäulnisprozesse ein, die eine Auslese unter den vorhandenen Organismen bewirken und anderen tierischen und pflanzlichen Abwasserorganismen Lebensmöglichkeiten bieten, deren Vorhandensein Schlüsse auf den Zustand des Wassers zuläßt. Die gerade bestehenden, zum Teil extremen Verhältnisse der Mulde und der starke Wechsel der Diatomeen-Bestände boten dem Verfasser einen besonderen Anreiz zum Studium.

Nachlass von Prof. N Malta

Beitrag zur Cytologie der Uredi... *Ochropsora Sorbi* Diet.[1])

Von **Tuh-Faung Soong.**

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Marburg a. d. Lahn.)

Mit 15 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Die Uredineengattung *Ochropsora* wurde von dem bekannten Uredineenforscher P. Dietel im Jahre 1895 in einer kurzen Mitteilung in den Berichten der deutschen botanischen Gesellschaft (Dietel, P. 1895, 401—402) aufgestellt. Die auf *Sorbus Aucuparia L.* (*Pirus Aucuparia* Gaertn.) am Ende des Sommers (August-September) sich bildenden Teleutosporen keimen nicht, wie die von *Melampsora*, mit freien Promycelien, sondern werden — fast ausschließlich durch drei Querwände — in vier übereinanderliegende Zellen geteilt, die je eine kürzer oder länger gestielte, längliche, blasse Sporidie erzeugen. Die Art kann also nicht zur Gattung *Melampsora* gehören, zu der sie unter den Namen *Melampsora Sorbi* Oud. = *Melampsora pallida* Rostr. (*pallida* wegen ihrer bleichen Teleutosporen) gerechnet wurde. Zu *Coleosporium*, bei dem auch die Teleutosporen quer geteilt werden, kann nach Dietels Meinung die Art auch nicht gestellt werden, weil die Gestalt der Sporidien nicht zu der der *Coleosporium*-Sporidien paßt und weil die Uredosporen nicht, wie bei *Coleosporium*, reihenweise gebildet werden, sondern einzeln auf Stielen sitzen.

Seine Annahme, daß das aus den Sporidien hervorgehende Mycel perenniere, hat sich bestätigt, dagegen traf die damals naheliegende Vermutung, die Aecidien-Nährpflanze sei eine Conifere, nicht zu, denn 1903 machte Tranzschel (1903, 106) in einer vorläufigen Mitteilung bekannt, es sei ihm in einer Reihe von Versuchen gelungen, durch Aussaat der Aecidiosporen des lange bekannten und sehr auffälligen, im Frühjahre auf den Blättern von *Anemone nemorosa* leicht zu beobachtenden *Aecidium leucospermum* auf den Blättern von *Sorbus Aucu-*

1) Erschienen als Dissertation der Hohen Philosophischen Fakultät der Philipps-Universität zn Marburg.

paria L. die Uredosporen von *Ochropsora Sorbi* (Oud.) Diet. zu erzeugen. Der vorläufigen Mitteilung folgte 1904 in einer ausführlichen Arbeit die Bestätigung (Tranzschel, W. 1904) und gleichzeitig eine Erweiterung der Angaben aus dem Vorjahre.

Zu Tranzschels Angaben nimmt Klebahn in seinem großen Werk über die wirtswechselnden Rostpilze, Berlin 1904, auf S. 356—358 Stellung. Er hält sie für sehr wahrscheinlich, sagt dann: „Nur eine Schwierigkeit macht die Frage, in welcher Weise die Anemonen durch die Sporidien infiziert werden. Wie schon Dietel (1895, **13**, 401) festgestellt hat, keimen die Teleutosporen gleich nach der Reife. Ich kann dies bestätigen; wenn man die Blätter recht feucht hält, quellen die länglichen Sporidien in kleinen Tröpfchen aus den Teleutosporenlagern hervor, und man kann sie durch Abpinseln leicht in Menge erhalten. Aber die Anemonen haben um diese Zeit keine oberirdischen Teile mehr. Ich vermute daher, daß durch Regen oder Insekten die Sporidien an den Boden geraten und hier die in der Regel nur von einer dünnen Humusschicht bedeckten Anemonenrhizome, vermutlich an den Knospen infizieren. Diese Vermutung zu prüfen, habe ich eine Anzahl Anemonenrhizome besonders an den Knospen mit Sporidien bepinselt und dann wieder eingepflanzt. Das Pilzmaterial stammte teils von Erfurt *(Sorbus torminalis)*, teils von Hamburg *(Sorbus aucuparia)*. Falls sich Erfolg zeigt, werde ich später darüber berichten."

Die Ergebnisse enthält seine Arbeit: Kulturversuche mit Rostpilzen. XIII. Bericht (1905 u. 1906), (Klebahn 1907, S. 143—145). In beiden Versuchsjahren ließ sich *Anemone* mit Sporidien infizieren, die von Teleutosporen von *S. Aucuparia* stammten. Einzelheiten müssen an der zitierten Stelle nachgelesen werden..

Schon 1904 (Klebahn 1905, S. 80—82) hatte er aus Sporen von *Aecidium leucospermum* auf *Sorbus Aucuparia* zuerst Uredolager und dann auch Teleutolager sich entwickeln sehen und damit die Angaben Tranzschels auf zwei Weisen bestätigt.

Gleichzeitig mit Klebahn infizierte auch Eduard Fischer (neben anderen Pflanzen) erfolgreich *Sorbus Aucuparia* mit Sporen von *Aecidium leucospermum* (Fischer, Ed., 1905, 10—13).

Ausführliche Diagnosen von *Ochropsora Sorbi* mit einigen Abbildungen enthalten die Uredineenbearbeitungen von Ed. Fischer (Fischer, Ed., 1904, S. 455—458) und H. Klebahn (Klebahn, H. 1914, S. 753—758). Eine kürzere von Dietel findet sich im 6. Bande von Engler, A.: Die natürlichen Pflanzenfamilien (Dietel, P. 1928, S. 55—66).

Der Entwicklungsgang von *Ochropsora Sorbi* kann also, von Kleinigkeiten abgesehen, als bekannt gelten, dagegen fehlt noch eine cytologische Untersuchung, zu der sowohl der Pilz selbst, weil er besonders dickwandige Sporen nicht hat, als auch die beiden Nährpflanzen geeigneter sind als die der meisten Uredineen. Die Rhizome und Blätter von *Anemone nemorosa* und die Blätter von *Sorbus Aucuparia* sind technisch ohne besondere Schwierigkeiten zu behandeln. Erhebliche Mühe macht die Beschaffung des Materials von *Anemone nemorosa* für das Studium der Cytologie der Spermogonien und Aecidien. Die infizierten Rhizome und Blätter müssen dem Boden entnommen werden. Man muß sich in einem Jahre, solange noch Aecidien tragende Blätter vorhanden sind, an passenden Waldstellen, an denen *Anemone* und *Sorbus Aucuparia* nebeneinander infiziert reichlich vorkommen und die ebenfalls *Anemone nemorosa* bewohnende *Puccinia fusca* fehlt, infizierte Rhizome von *Anemone nemorosa* markieren und sie im folgenden Jahre vom Beginn des Monats März ab in kurzen Abständen sammeln.

Fast alles Material, das ich verarbeitet habe, fand ich im botanischen Institut zu Marburg vor, einiges fixiert, das meiste fixiert und eingebettet. Es war von Herrn Prof. Dr. P. Clausen im Bredower Forst unweit des Bahnhofs Finkenkrug an der Strecke Berlin-Hamburg im Walde links vom Wege zum Bredower Forsthause in den Jahren 1908—1913 zwischen dem 9. März und 1. Mai und 1936 nicht weit von Sindersfeld im Gebiet der Oberförsterei Rauschenberg während der Herbstferien gesammelt.

Eigene Untersuchungen.

I. Technik.

1. Fixierung:

Die Fixierung wurde teils an Ort und Stelle, teils im Laboratorium mit Material vorgenommen, das in Blechschachteln zwischen feuchtem Moos oder feuchten, halbvermoderten Blättern transportiert war.

Verwendet wurden folgende Fixierungsmittel:

a) Chrom-Essigsäure: (Chromsäure CrO_3 1 g, Eisessig 3 ccm, Wasser bis zu 100 ccm). Fixierungsdauer 2—24 Stunden Auswaschung mit fließendem Wasser mehrere Stunden.

b) Juelsche Flüssigkeit: (Zinkchlorid 3 g, Eisessig 3 ccm, Alkohol 60- oder 70prozentig bis zu 100 ccm). Fixierungsdauer 2—12 Stunden. Auswaschung mit 60prozentigem Alkohol bis zum Verschwinden des Essiggeruchs.

c) Merkelsche Flüssigkeit: Chamberlein, Ch. J. Methods in plant histology. 3. Aufl., Chicago, S. 26. Fixierungsdauer 6—24 Stunden. Auswaschung mit 50prozentigem Alkohol im Dunkeln.

d) Flemmingsche Flüssigkeit: Sieben, Hubert: Einführung in die botanische Mikrotechnik, Jena 1913, S. 12, Mittelflemming. Fixierungsdauer 12 bis 24 Stunden. Auswaschung mit fließendem Wasser.

e) Sublimat-Eisessig: nach Kaiser: Sieben, H. S. 16. Fixierungsdauer bis zu 6 Stunden. Auswaschung mit verdünntem Alkohol mit etwas Jodtinktur.

Die drei ersten Fixierungsverfahren ergaben die besten Resultate.

2. Entwässerung und Einbettung des Materials und Herstellung der Schnitte:

Die Entwässerung erfolgte mit Alkohol steigender Konzentration, bei den mit Wasser ausgewaschenen Objekten von 25prozentigem Alkohol ab. Die Einbettung in Paraffin von den Schmelzpunkten 52 und 60 Grad Celsius unter Benutzung von Xylol oder Chloroform als Durchgangsmedien erforderte längere Zeit. Unnötig hohe Temperaturen wurden nach Möglichkeit vermieden. Schnittdicke 8—10 μ.

3. Färbung:

a) Eisenalaun (2prozentig, 4—10 Stunden) — Haematoxylin (0,5prozentig, 14—24 Stunden) nach Heidenhain. Gegenfärbung mit Eosin-Nelkenöl. Gute, dauerhafte Präparate. Einschlußmittel: Kanadabalsam.

b) Safranin (2—5 Stunden) — Methylenblau (20 Minuten. Gute Färbung der Wirtspflanzen. Geeignet für die Verfolgung der Pilzhyphen. Für Pilzkernfärbung mangelhaft. Präparate wenig haltbar. Einschlußmittel: Kanadabalsam.

4. Herstellung der Abbildungen:

Die Zeichnungen wurden mit einem Abbeschen Zeichenapparat und Okularen und Objektiv Apochr. 2 mm, Apert. 1,3 von Zeiß bei 1340facher Vergrößerung mit Tusche entworfen und photographisch bis zu den angegebenen Größen verkleinert. Für die Herstellung der Photographien und für andere Hilfe bin ich Fräulein Annemarie Scheffer zu großem Dank verpflichtet.

II. Kurze Schilderung der Untersuchungsergebnisse.

1. Basidiosporenkeimung und Entstehung des Gametophytmycels.

Die Basidiosporenkeimung (Sporidienkeimung) und das Eindringen von Keimschläuchen an Schnitten durch *Anemone*-Rhizome zu beobachten, ist mir nicht gelungen. Die Basidiosporen sind bei ihrer Entstehung einkernig und werden bald zwei-, auch drei- und vierkernig. Da die Teleutosporen schon im Spätsommer keimen und Basidiosporen liefern und die Rhizome von *Anemone nemorosa*, die im Sommer noch nicht infiziert waren, im Herbst bereits infiziert sind, so werden sie vermutlich in der Zeit zwischen Sommer und Herbst infiziert. Das Mycel ist nach Klebahn (1914, S. 755) in Rhizomen schon von F. Bock nachgewiesen, dessen Ergebnisse ich bestätigen kann. Infizierte Blätter sitzen stets auf infizierten Rhizomen. Nach dem Vergehen der Blätter

bleibt das Mycel im Rhizom erhalten und dringt in entstehende Seitenzweige ein. Es überwintert und verursacht alljährlich wieder die Infektion der assimilierenden Teile, die fast überall in den Interzellularen Haustorien in die Zellen hineinsendende Hyphen enthalten. Das Gametophytmycel besitzt keine Doppelkerne und zeigt auch keine konjugierten Kernteilungen.

2. Die Entwicklung der Pykniden.

Die Pykniden (Spermogonien) werden auf der Oberseite der Laubblätter angelegt, wenn diese noch in der Knospenlage sich befinden. Eine Stelle, an der eine Pyknide in Bildung begriffen ist, wird kenntlich durch das Auftreten von zahlreichen Hyphen etwa in halber Höhe des Mesophylls. Man gewinnt den Eindruck, daß sie durch rasch aufeinanderfolgende Verzweigungen verschiedener Ordnungen aus wenigen, vielleicht sogar aus

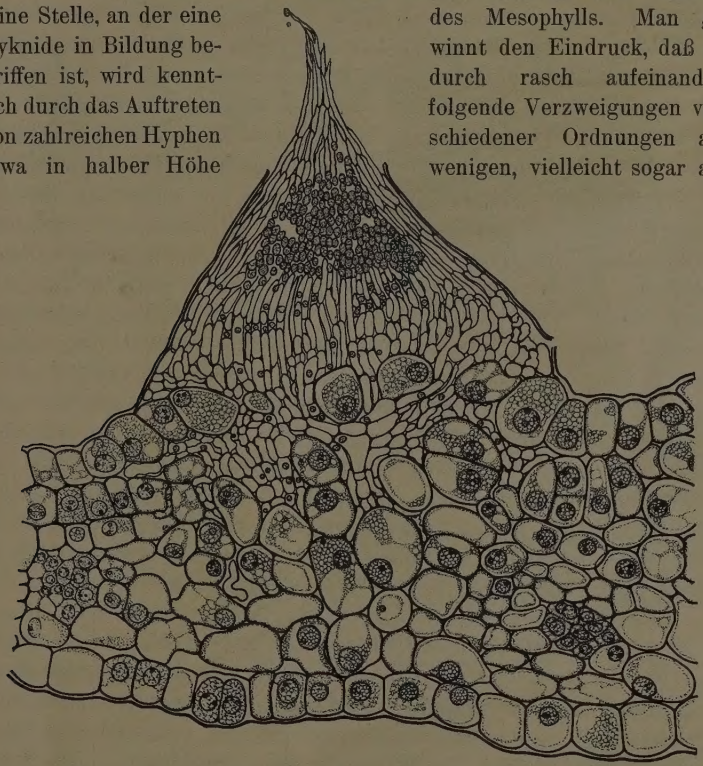


Fig. 1. Blattquerschnitt. Pyknide auf der Oberseite eines jungen Blattes von Anemone nemorosa mit noch eingerollter Spreite. Die Kutikula ist durchbrochen. Die ersten Pyknidiosporen sind bereits abgegliedert. In der Höhe der Außenwände der Epidermis-Zellen um die Pyknide sieht man in der Pyknide mehrere vom Pilz auseinandergetriebene Epidermiszellen. Im Blattgewebe einkernige Zellen des Gametophytenmycels. Fix.: Flemming. Färb.: Saffranin-Methylenblau. V.: 415.

einer Hyphe entstehen. Die Hyphenzweige liegen eng aneinander. Sie drängen die in Differenzierung begriffenen Zellen des Mesophylls verschieden stark auseinander und zuletzt auch die halbfertigen Epidermiszellen (Fig. 1). Die schwach konvergierenden Hyphenzweige heben die Kutikula zunächst kugelsegmentförmig, dann etwa kegelig hoch. Basisdurchmesser nur 0,1 mm, Höhe zwei Drittel davon oder etwas weniger. Schließlich zerreißt die Kutikula, meist zuerst an der Kegelspitze, und sterile, eine Kuppel bildende Fäden, die Periphysen, stoßen durch die Öffnung vor. Die Zahl der Pykniden auf 1 qmm Blattfläche betrug nach einer Zählung durchschnittlich 1,2. Die von der Kuppel bedeckten konvergenten Fäden, die kurz geblieben sind, haben schon vorher mit der Bildung von Pyknidiosporen (Spermatien) begonnen.

Eine kleinere mittlere Kappe ihres gerundeten Endes wölbt sich vor. Der in einiger Entfernung vom Ende liegende Kern nähert sich der werdenden Pyknidiospore und teilt sich in zwei. Der eine wandert durch die eingeschnürte Stelle in den Raum der Pyknidiospore ein, die vom Tragfaden abgegliedert wird, während der andere die Stellung seines Mutterkerns in einiger Entfernung vom Ende des Tragfadens wieder einnimmt. Der Vorfall wiederholt sich in jedem Tragfaden mehrfach. Wieviel Zeit die Bildung einer Pyknidiospore in Anspruch nimmt und wie viele Pyknidiosporen ein Tragfaden bilden kann, ist nicht bekannt. Die Pyknidiosporen sind rotationsellipsoidisch. Die Hauptachse hat die Richtung des Tragfadens. Dimensionen etwa: $2\mu : 3\mu$. Ihre Membran ist durchsichtig und glatt, ihr Inhalt besteht aus wenig Cytoplasma und einem relativ großen Kern. Sie häufen sich über den Fäden, die sie erzeugt haben, in großen Mengen an und werden allmählich nach außen entleert. Über ihre Funktion konnte ich nichts ermitteln. Niemals gelang es mir trotz aller Bemühungen, Stadien zu sehen, wie sie Bessey abgebildet hat (A text-book of mycology, Philadelphia, Abb. S. 258 und Text S. 259—264).

3. Die Entwicklung der Aecidien:

Etwas später als die Pykniden entstehen die Aecidienbecher, wohl ausnahmslos auf der Blattunterseite und fast immer in den Gefäßbündelmaschen, sehr gleichmäßig über größere Flächen, meist über die ganze Fläche eines Blattes verteilt, mit nahezu kreisrunder Basis (Durchmesser ziemlich verschieden, von der Größenordnung 0,25 mm), je einer auf 1 qmm.

Die Anlage eines Aecidiums wird zuerst in der Mitte des Mesophylls sichtbar. Die Zellen der zunächst schlank zylindrischen Hyphen

schwellen an und bilden eine von normalen Hyphen umgebene Masse von parenchymähnlichen Zellen, deren innere kleiner und inhaltreicher, deren der Unterseite zugekehrte äußere größer und inhaltärmer sind. Alle vergrößerten Zellen besitzen einen Kern und sind in mehr oder minder deutlich senkrecht zur Blattfläche gerichteten kurzen Reihen angeordnet. Meine Bemühungen, die Herkunft der die Aecidienanlage bildenden Hyphen zu ermitteln, waren vergebens. Jedenfalls sind aber die mittleren Zellen des Knäuels älter als die peripheren. Diese müssen also wohl Zellen von Zweigen der mittleren Hyphen sein.

Fig. 2. Blattquerschnitt. Junges, von Hyphen umgebenes Aecidium auf der Unterseite eines jungen Blattes von Anemone nemorosa. Peridienzellen erkennbar, aber noch wenig differenziert. Aecidiosporen noch unreif. Unter ihnen Aecidiosporenmutterzellen, darunter die Fusionszellen. Aecidium bedeckt von mehreren Reihen Blattzellen, deren innere schon die Verbindung untereinander verloren haben. Fix.: Juel. Färb.: Haematox.-Eis. V.: 340.

Die inhaltärmeren, der Blattunterseite genäherten Zellen vergrößern sich noch eine Zeitlang und beginnen dann zusammen mit den Mesophyllzellen zwischen der Aecidienanlage und der Epidermis der Blattunterseite zu degenerieren. Die sich immer deutlicher abhebende Aecidienanlage schiebt sich gegen die Blattunterseite vor (Fig. 2).

In der Aecidienanlage sind inzwischen eine Reihe von Veränderungen vor sich gegangen. Die inhaltreicheren Zellen der der Blatt-

unterseite zugekehrten Schicht haben durch Auflösung eines Teils der Wände, mit denen sie sich berühren, ihre Zellinhalte verschmolzen, meist zu zweien, nicht selten aber auch zu drei und mehr. Die Verschmelzungen der Zellen beginnen in der Mitte und schreiten zum Rande fort. Wieviel Zeit die Vorgänge etwa erfordern, kann ich nicht abschätzen. Die verschmelzenden Zellen liegen auf einer etwa kugelschalenförmigen Fläche, die ihre Konkavität der Blattunterseite zukehrt.

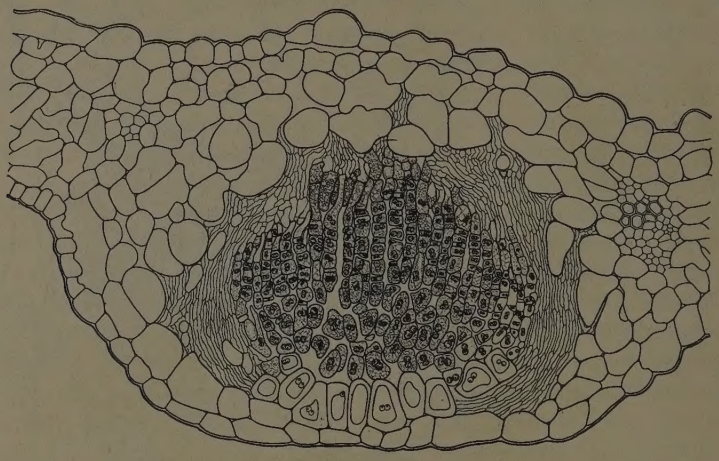


Fig. 3. Blattquerschnitt. Aecidium auf der Unterseite eines jungen, bereits flach ausgebreiteten Laubblattes von Anemone. Mittlere Peridienzellen schon ziemlich weit entwickelt, seitliche noch nicht differenziert. Man sieht aber schon Reihen von Zellen, die sich in Peridienzellen umwandeln werden. Aecidiosporen in Reihen, zum Teil dreikernig, oben entwickelte, darunter dünnwandige mit Zwischenzellen, darunter Aecidiosporenmutterzellen und Fusionszellen. Das Aecidium ist ringsherum von Hyphen aus einkernigen Zellen umgeben, die etwas schematisiert dargestellt sind. Die Hyphen zwischen den Blattzellen sind nur zum Teil gezeichnet. Über dem Aecidium ist nur noch die untere Blattepidermis erhalten. Fix.: Juel. Färb.: Haematox.-Eis. V.: 200.

Die sich anschließenden Vorgänge weichen bei *Ochropsora* von den bei anderen Formen oft geschilderten Vorgängen nicht wesentlich ab. Im Zusammenhange mit konjugierten Kernteilungen werden in basipetaler Folge zahlreiche Aecidiosporenmutterzellen von den aus der Verschmelzung hervorgegangenen zwei- bis mehrkernigen Zellen unter konjugierten Kernteilungen abgeschnitten. Die Kernzahl der Aecidiosporen entspricht daher der Kernzahl der basalen, durch Verschmelzung entstandenen Räume. Alle Aecidiosporenmutterzellen werden im Zusammenhange mit konjugierten Kernteilungen in basipetaler Folge in

eine größere, der Blattunterseite zugekehrte und in eine kleinere von ihr abgekehrte Zwischenzelle geteilt. Alle peripheren größeren Zellen differenzieren sich in Peridienzellen, die in den systematischen Werken ausführlich beschrieben sind (z. B. Klebahn, 1914, S. 755). Zur Bildung der der Blattunterseite zugekehrten Deckschicht finden nur die ältesten Aecidiosporenhomologa Verwendung, während der zylindrische Anteil der Peridie aus ganzen Reihen von Aecidiosporenhomologa sich aufbaut. Die zu den Peridienzellen gehörenden Zwischenzellen werden bald aufgelöst. Bei aufmerksamer Betrachtung von Schnitten durch allerjüngste Aecidienanlagen findet man sie aber leicht. Sie liegen so, wie sie Kursanov bei *Peridermium Strobi* abbildet (1917, S. 29, Fig. 10; 1923, Taf. 1, Fig. 9).

Fig. 4. Blattquerschnitt. Stück einer Peridie (Randzellen und Deckzellen, zum Teil mehr als zweikernig) und Enden von Ketten aus Aecidiosporen und Zwischenzellen. Fix.: Juel. Färb.: Haematox.-Eis. V.: 525.

Einige Einzelheiten über die Bildung der Aecidiosporen, Peridienzellen und Zwischenzellen sind aus den Figuren 2, 3 und 4 zu entnehmen.

In jungen Stadien der Aecidien sind stets an der Basis einer geringen Anzahl von Peridienzellen und Aecidiosporenketten die zwei (Fig. 6*i*) Hyphen

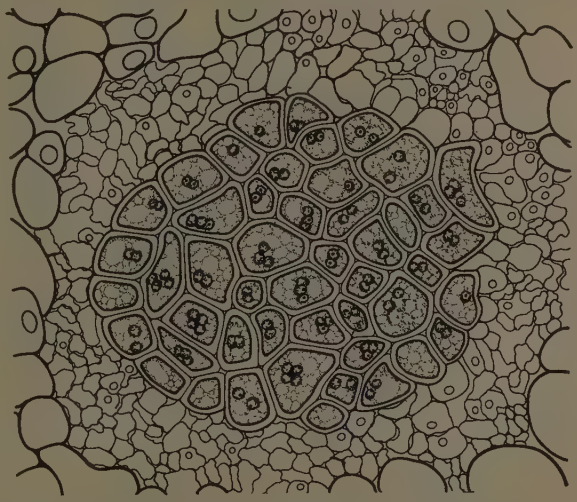


Fig. 5. Tangentialschnitt durch den oberen Teil eines Aecidiums. Getroffen sind die oberen Peridienzellen, die das Aecidium umgebenden Hyphen aus einkernigen Zellen und die an sie anstoßenden Zellen des Blattes von Anemone. Die Peridienzellen enthalten zum Teil drei und vier Kerne, meist zwei, von denen manchmal nur einer im Schnitt liegt. Fix.: Juel. Färb.: Haematox.-Eis. V.: 420.

zu sehen, die sie bilden. Drei fand ich sehr selten und vier bis sieben, die verschmelzen müßten, wenn vier- bis siebenkernige Aecidiosporen, Peridienzellen und Zwischenzellen entstehen sollten, zu beobachten, ist mir nicht gelungen.

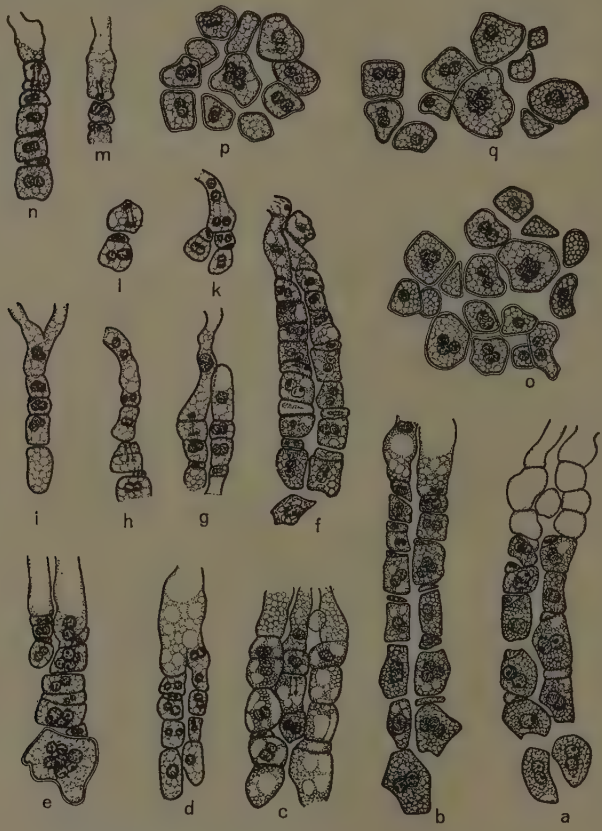


Fig. 6. Blattquerschnitt. Aecidiosporenketten: Längsgeschnittene, *a*—*n*, zeigen Bildung einer Fusionszelle (*i*), Fusionszellen, Aecidiosporenmutterzellen, Aecidiosporen und Zwischenzellen, Bildung von Sporenmutterzellen (*g*, *m*), Entstehung von Aecidiosporen und Zwischenzellen (*c*, *h*, *n*) aus Sporenmutterzellen. Aecidiosporen zum Teil mehr als zweikernig. Quergeschnittene, *o*—*q*. Aecidiosporen zum Teil mehr als zweikernig. Fix.: Juel. Färb.: Haematox.-Eis. V.: 450.

Ein dünner Schnitt wird von sieben verschmelzenden Zellen höchstens drei treffen. Die übrigen lassen sich in den Nachbarschnitten nicht mit Sicherheit auffinden.

Einkernige Aecidiosporen, die Kursanov (1917, Taf. I, Fig. 8; 1923, S. 20 und Fig. 14) abbildet und beschreibt, habe ich niemals beobachtet. Ich zweifle aber nicht an der Richtigkeit seiner Angaben.

4. Die Entwicklung der Uredosporen:

Die Aecidiosporen keimen auf den Blättern von *Sorbus Aucuparia* in der von Kursanov angegebenen Weise und die Keimschläuche dringen durch die Spaltöffnungen in das Mesophyll ein (Fig. 7). Sie verzweigen sich rasch und breiten sich von der Infektionsstelle etwa

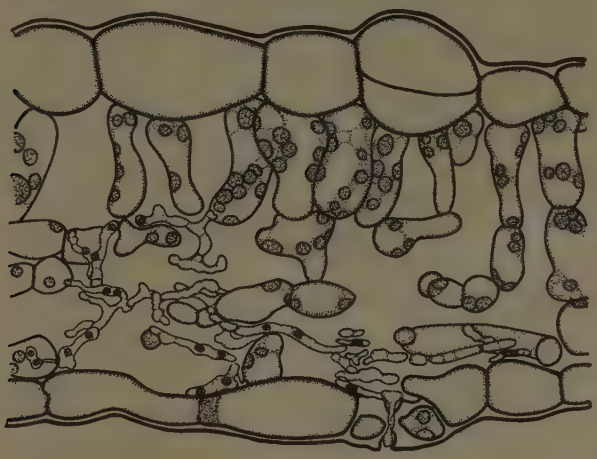


Fig. 7. Querschnitt durch ein Blatt von *Sorbus Aucuparia*, infiziert mit Aecidiosporen, die auf der Blattoberfläche keimen. Die Keimschläuche dringen durch die Spaltöffnungen ein und die Hyphen durchwachsen die Interzellularräume des Mesophylls und senden — in der Regel zweikernige — Haustorien in die Assimilationszellen hinein. Fix.: Merkel. Färb.: Haematox.-Eis. V.: 550.

kreisförmig aus. In die Mesophyllzellen, zunächst die Schwammparenchym-, dann auch die Palisadenzellen, senden sie ziemlich einfach geformte — in der Regel zweikernige — Haustorien hinein. Die Hyphen sind in dem sehr lockeren Blattgewebe leicht, allerdings nur über kurze Strecken, zu verfolgen. Man sieht überall Doppelkerne, gelegentlich auch solche in konjugierter Teilung (Fig. 8*c*). Schließlich bilden sich auf der Blattunterseite zerstreute, kleine, runde (100—200 μ ∅), blaßgelbe Uredolager, die aus einer geschlossenen Randschicht von Paraphysen und von ihnen umgebenen Uredosporen in nicht allzugroßer Zahl bestehen. Die die Paraphysen bildenden Zellen bestehen aus einer geraden oder

gekrümmten keuligen Endzelle mit unverdickter oder mäßig verdickter Wand und einem sie tragenden Stiel, der dünner ist als sie selbst. Die Uredosporen sind kugelig oder weichen, wohl meist aus räumlichen Gründen, mehr oder weniger von der Kugelform ab. Sie haben bei starker Vergrößerung sehr schwach körnige Oberfläche, die an Kanadabalsampräparaten nicht sichtbar und daher in den Zeichnungen (Fig. 8 bis 10) weggelassen ist, und fast farblose, mäßig dicke (reichlich 1 μ) Membranen ohne Tüpfel.

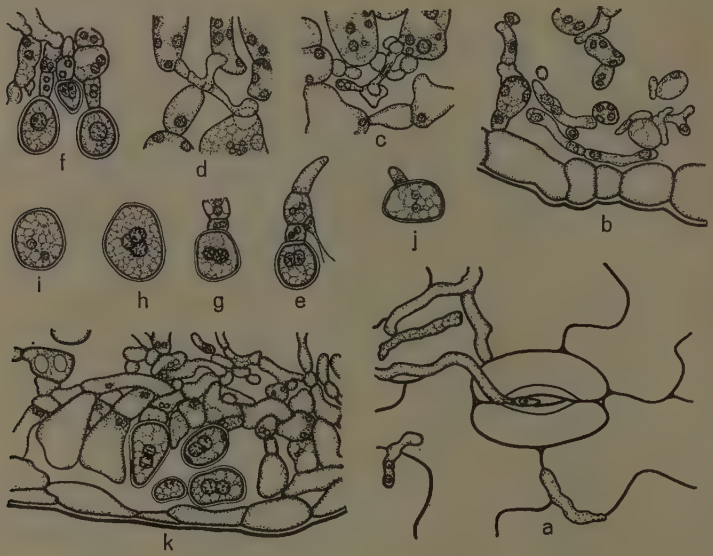


Fig. 8. Schnitte von infizierten Blättern von *Sorbus Aucuparia*. *a* Epidermis eines Blattes, von der Innenseite durch die Spaltöffnung eindringende Hyphen und einzelne Hyphenstücke, eines mit einem Kernpaar. *b*, *c*, *d* Stücke von Blattquerschnitten mit Hyphen mit Kernpaaren. In *c* und *d* konjugierte Kernteilungen. *e*, *f*, *g*, *h*, *i* Uredosporen verschiedenen Alters, *h* eine dreikernige. *k* Kleines Uredosporenlager. Am Rande Paraphysen, in der Mitte drei Uredosporen. Fix.: *a* Subl.-Alkohol, *b*—*k* Merkel. Färb.: Haematox.-Eis. V.: 520.

Die Uredosporen entstehen aus der zweikernigen Endzelle einer der etwa senkrecht zur Blattunterfläche gestellten Hyphen. Sie differenziert sich in einen knopfigen oberen und einen zylindrischen unteren Teil. Eine konjugierte Kernteilung liefert je ein Kernpaar für den oberen knopfförmigen Teil, die spätere Uredospore, die durch eine Querwand vom unteren, zunächst kurzen, dann sich verlängernden zylindrischen

Teil, der künftigen Stielzelle, getrennt wird. Die basale, Uredospore und Stielzelle tragende Zelle kann unter konjugierten Kernteilungen ihres Kernpaares nacheinander seitlich zu der ersten mehrere Mutterzellen für je eine Uredospore und Stielzelle bilden. Die älteren Uredosporen machen jeweils früher oder später den jüngeren Platz. Ihre Stiele oder wenigstens die unteren Teile davon kann man oft noch beobachten, wenn jüngere Uredosporen sich schon wieder der Reife nähern (Fig. 8 *e*).

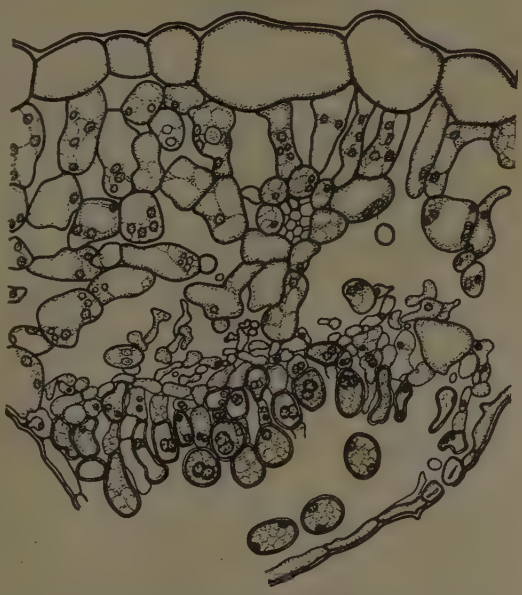


Fig. 9. Uredolager an der Blattunterseite von *Sorbus Aucuparia* mit Uredosporen, die teils schon von ihren Stielen gelöst sind. An beiden Seiten der Uredolagerabbildung Paraphysen. Fix.: Merkel. Färb.: Haematox.-Eis. V.: 450.

Das wachsende Uredolager drängt die untere Epidermis des *Sorbus*-Blattes nach außen und wölbt sie mehr und mehr vor, bis sie kurz vor der Uredosporenreife in der Nähe der Mitte unregelmäßig aufreißt. Die Uredosporen gelangen nach außen. Einzelne findet man auf der Unterseite Uredosporenlager tragender Blätter in Keimung (Fig. 8 *j*). Da ich niemals Hyphen von *Ochropsora* in *Sorbus*-Blätter anders als durch Spaltöffnungen habe eindringen sehen, so nehme ich an, daß auch die Keimschläuche der Uredosporen durch die Spaltöffnungen der Blattunterseite der *Sorbus*-Blätter eindringen. Die wünschenswerte Prüfung durch besondere Infektionsversuche konnte ich leider nicht vornehmen.

Da die Aecidiosporen, wie auf S. 354 erwähnt wurde, bisweilen drei bis sieben Kerne führen, so lag es nahe, in den *Sorbus*-Blättern nach Uredosporen mit ebenfalls drei bis sieben Kernen zu suchen. Wohl sah ich Uredosporen mit drei Kernen (Fig. 8 *h*), wenn auch selten, aber keine mit vier bis sieben Kernen.

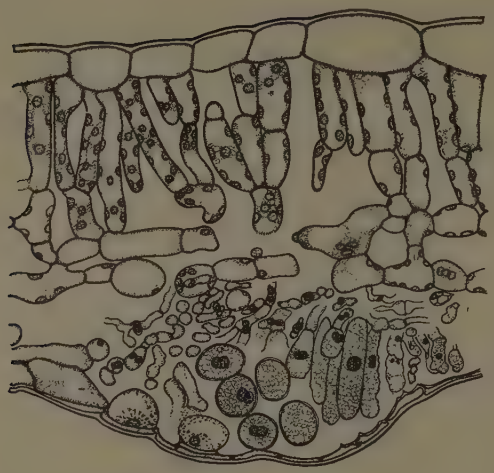


Fig. 10. Lager mit Uredo- und Teleutosporen auf der Unterseite eines Blattes von *Sorbus Aucuparia*. Schwammparenchymzellen über den Sporen fast zerstört, Epidermiszellen plattgedrückt. Links im Lager Uredosporen verschiedenen Alters. Rechts: Teleutosporen. Fix.: Flemming. Färb.: Haematox.-Eis. V.: 370.

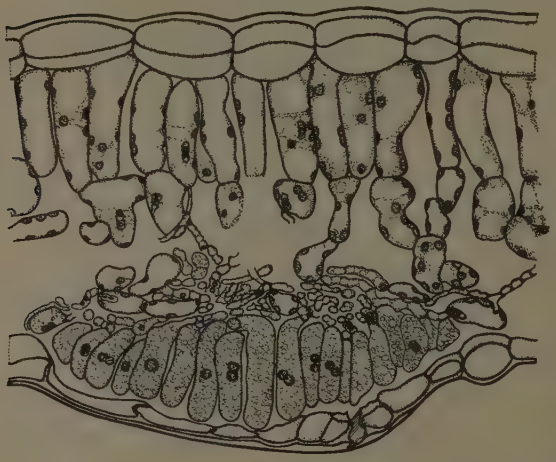


Fig. 11. Teleutosporenlager an der Unterseite eines Blattes von *Sorbus Aucuparia*. Teleutosporen zwei- bis einkernig, untere Blattepidermis noch erhalten, mit Spaltöffnung. Fix.: Chrom-Eisessig. Färb.: Methylenbl.-Saffranin. V.: 400.

5. Die Entwicklung und Keimung der Teleutosporen.

Die Teleutosporen befanden sich in dem von mir untersuchten Material nur selten mit den Uredosporen in demselben Lager. In diesem Falle werden in der Regel in der Mitte des Lagers zunächst Uredosporen gebildet und dann erst Teleutosporen an Teilen des Lagerrandes (Fig. 10).

In der Regel fanden sich ausschließlich Teleutosporen. Ihre Dimensionen schwanken auffallend, die Längen wie 1:2, die Durchmesser wie 3:4. Die Volumenunterschiede sind also sehr groß. Die Längsachsen der Teleutosporen stehen, wie die Figuren zeigen, ungefähr senkrecht zur Epidermis der Blattunterseite. Größere Richtungsabweichungen sind selten. Ihre Membran ist dünn und glashell, ihr

lebender Inhalt ziemlich dicht und lichtundurchlässig. Im reflektierten Licht erscheinen sie daher hell.

Entwicklungsgeschichtlich läßt sich jedes Teleutosporenlager auf wenige Hyphen zurückführen, die in der Mitte des Mesophylls zuerst zu beobachten sind. Möglicherweise entstehen sie durch Verzweigung einer Hyphe des doppelkernigen Mycels. Die ersten Teleutosporen bilden sich in der Nähe dieser Anlage, zwischen ihr und der Blattunterseite. Die jungen, an den sie erzeugenden Hyphen endständigen Teleutosporen enthalten zwei durch Teilung eines Kernpaares entstandene Kerne, die anfangs nicht größer sind als ihre Schwesterpaarkerne. Ihre

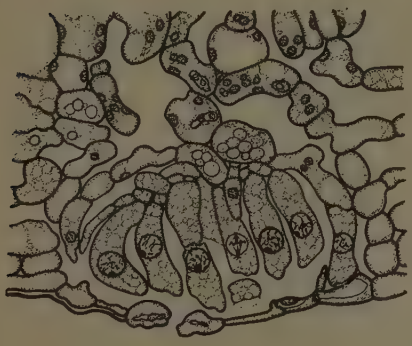


Fig. 12. Teleutosporenlager an der Unterseite eines Blattes von *Sorbus Aucuparia*. Kerne der Teleutosporen, meist kurz vor der Reduktionsteilung, einer in heterotypischer Teilung, Epidermis bereits gerissen. Fix.: Chrom-Eisessig. Färb.: Haematox.-Eis. V.: 540.

Fig. 13. Teleutosporenlager an der Unterseite eines Blattes von *Sorbus Aucuparia*. Teleutosporen in verschiedenen Stadien der Entwicklung: Einkernig, mit Kernspindel, mit zwei, mit vier Kernen. Fix.: Chrom-Eisessig. Färb.: Haematox.-Eis. V.: 390.

Durchmesser nehmen bald sehr stark zu. Man vergleiche in Fig. 11 die Hyphenkern- und die Teleutosporenkernpaare. Die Lage dieser letzteren kann sehr verschieden sein (Fig. 11). Die vergrößerten Teleutosporenkerne nähern sich, kommen zur Berührung (Fig. 11, 14) und verschmelzen schließlich miteinander unter Auflösung der Kernmembranteile an den Berührungsflächen. Das Verschmelzungsprodukt hat zuerst unregelmäßige Form, nimmt aber bald nahezu Kugelgestalt an und lockert sich dabei in charakteristischer Weise auf, bis die ziemlich bedeutende Endgröße erreicht ist. Da jeder der verschmelzenden Kerne einen Nucleolus mitbringt, so sind im Verschmelzungsprodukt zunächst zwei vorhanden, die sich aber bald zu einem vereinigen. Der mit einem

Nucleolus ausgestattete, aus der Verschmelzung von zwei Paarkernen hervorgegangene Kern hat längere Existenzdauer als die ihm in der Entwicklung folgenden Kerne. Dies ergibt sich aus der Tatsache, daß Präparate mit einkernigen Teleutosporen außerordentlich häufig sind, während man die erste (heterotypische) Kernteilung, das Zweikernstadium, die zweite (homoeotypische) Kernteilung und das Vierkernstadium mühsam suchen muß. Daß in der Teleutospore die Reduktionsteilung abläuft, kann keinem Zweifel unterliegen, obwohl es auch mit guter Technik nicht gelingt, die Einzelheiten der Teilungsvorgänge zu sehen, wie es bei höheren Pflanzen und Tieren möglich ist. Die Teleutosporenkerne sind verglichen mit den vegetativen Kernen zwar groß, aber ihre Dimensionen stehen hinter denen der höheren Pflanzen und Tiere weit zurück. Ihre Reduktionsteilungsstadien sind aber denen der höheren Pflanzen und Tiere ziemlich ähnlich und stimmen mit denen der Ascomycetes, Ustilagineae und Hutpilze fast völlig überein. In den Fig. 14 und 15 sind einige Stadien zusammengestellt, die man mit ähnlichen der obengenannten Pilzgruppen vergleichen möge. Die in Betracht kommenden Arbeiten sind in den Lehrbüchern von Bessey, Gäumann und Gwynne-Vaughan zitiert. Die Zahl der Chromosomen ist von den ersten Bearbeitern für sehr niedrig gehalten worden. Später wurde sie höher geschätzt, so von Holden und Harper (1903) bei *Coleosporium*

Fig. 14. Teleutosporenentwicklung und Beginn der Teleutosporenkeimung. *a*—*t*. Fix.: *a*, *f*, *h*. *m*, *n*, *q* Merkel. *b*, *p* Carnoy. *c*, *e*, *g*, *k*, *o*, *r*, *s* Chrom-Essig. *i*, *t* Flemming. *l*, *d* Sublimat-Alkohol. Färb.: *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*, *g*, *h*, *i*, *k*, *l*, *m*, *n*, *o*, *p*, *q*, *r*, *s* Haematox.-Eis. *i*, *t* Methylenbl.-Saffranin. V.: 670.

auf eine Zahl zwischen 6 und 10. Die Zahl 10 oder eine etwas höhere dürfte für *Ochropsora* zutreffen. Die niedrigsten für Uredineae angegebenen Zahlen, 1 und 2, kommen für *Ochropsora* nicht in Frage.

Die Stadien *d*—*m* (Fig. 14) liegen zwischen der Kernverschmelzung und der ersten Kernteilung. In der Teleutospore Fig. *n*, Abb. 18 ist

Fig. 15. Teleutosporenkeimung. Fix.: *a*, *b*, *c*, *e*, *f*, *h*, *l*, *o*, *s*, *t*, *u* Chrom-Essig. *d*, *g*, *i*, *k*, *m*, *n*, *p*. *q*. *r* Flemming. Färb.: *a*, *b*, *c*, *e*, *f*, *h*, *l*, *o*, *s*, *t*, *u* Haematox.-Eis. *d*, *g*, *i*, *k*, *m*. *n*, *p*, *q*, *r* Methylenbl.-Saffranin. V.: 660.

die Diakinese, *o*—*t* sind Ana- und Telophasen der Kernteilung. In *o* liegen die Chromosomen in der Äquatorialplatte, in *p*, *q*, *r*, *s* sind sie auf der Wanderung zu den Kernpolen, *t* zeigt die lange Telophasenfigur mit eng aneinanderliegenden Chromosomen. Allmählich bilden sich Tochterkerne mit aufgelockertem Chromatin. Die Entstehung des Nucleolus in jedem Tochterkern ist schwer zu ermitteln. Erst wenn

die Kerne sich ein Stück weit voneinander entfernt haben, tritt ungefähr in der Mitte der Teleutospore die Querwand auf. Sie entwickelt sich irisblendenartig. Die Tochterkerne teilen sich bald wieder. Ihre Spindeln sind denen der ersten Teilungsfigur ähnlich. Die Teilungsphasen verlaufen entweder in beiden Zellen etwa synchron oder sie zeigen zeitliche Verschiebungen in ihrem Ablauf. Dabei kann entweder der obere oder der untere Kern vorlaufen. Einige Einzelheiten sind aus den Figuren der Abb. 15 zu entnehmen. Nach der Entstehung von vier Enkelkernen werden zwei neue Wände eingefügt, wodurch die Teleutospore in vier Etagen geteilt erscheint, aus deren Spitzenenden in verschiedener Längsanordnung (reihenweise oder nicht in Reihen) und ziemlich gleichzeitig oder zu verschiedenen Zeiten die sehr ungleich gestalteten Sterigmen auswachsen. Sie schwellen an der Spitze zu länglichen Basidiosporen (Sporidien) an, in die der Kern der Etage, die das Sterigma mit Endanschwellung geliefert hat, durch das Sterigma unter starker Formänderung in die Endanschwellung einwandert. Die Spore wird dann an ihrer Basis durch eine Wand gegen das Sterigma abgeschlossen.

Der Basidiosporenkern kann sich teilen. Die zwei Tochterkerne können sich etwa gleichzeitig oder auch mehr oder minder ungleichzeitig weiter teilen. Bei gleichzeitiger Teilung, die keine konjugierte ist, entstehen vier Kerne, bei stark ungleichzeitiger kann der eine Kern schon fertige Tochterkerne geliefert haben, während der andere noch ungeteilt ist. Der Basidiosporenraum erscheint dann dreikernig. Mehr als vier Kerne in demselben Basidiosporenraum habe ich nicht beobachtet.

Allgemeine Bemerkungen.

Die Gattung *Ochropsora* wird von ihrem Autor Dietel (1928, S. 55—56) zu den *Pucciniaceae* (Tribus *Ochropsoreae*) gerechnet, während sie Eduard Fischer (1904) und Klebahn (1914) zu den *Coleosporiaceae* zählen, mit denen sie, abgesehen von der Tatsache, daß ihre Uredosporen büschelig sitzen, während sie bei den *Coleosporiaceae* Reihen bilden, sowohl im Gesamtentwicklungsgang als auch in vielen Einzelheiten übereinstimmt. Den Unterschied in der Anordnung der Uredosporen halte ich für systematisch unwichtig, da Übergänge von der einen zur anderen Form der Anordnung vorkommen. Wegen der vielen Übereinstimmungen, besonders der in der Entwicklung der Teleutosporen, dürfte *Ochropsora* mit *Coleosporium* nächst verwandt sein.

Das Verhalten der Kerne im Entwicklungsgang von *Ochropsora* entspricht, soweit ich es feststellen konnte, völlig dem der Eu-Formen

der Uredineae. Einige wesentliche cytologische Fragen habe ich nicht beantworten können.

Da das Gametophytmycel überwintert und nicht die Teleutosporen, brauchen diese keine besondere Schutzeinrichtung in Form einer dicken Sporenhaut. Auch die Ausgliederung einer besonderen Basidie, wie etwa bei *Melampsora*, ist überflüssig. Der Teleutosporenraum wird in vier Zellen zerlegt, die Basidiosporen zur Infektion der Anemonenrhizome bilden. Die Pyknidio-, Aecidio- und Uredosporen, die unter Bedingungen leben, wie die meisten anderen Pyknidio-, Aecidio- und Uredosporen, zeigen keine Besonderheiten.

Die vorliegende Arbeit wurde im Botanischen Institut der Universität Marburg in der Zeit vom Beginn des Sommersemesters 1936 bis zum Ende des Sommersemesters 1938 angefertigt. Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. P. Clausen, fühle ich mich für seine unermüdliche Anteilnahme und Hilfe an meiner Arbeit zu großem Danke verpflichtet.

Literatur[1]).

Allen, Ruth F., Concerning heterothallism in Puccinia graminis. Science **70,** 308—309 (1929). (Ref. Bot. Zentralbl. **158,** 100—101.) — Dies., A cytological study of heterothallism in Puccinia graminis. Journ. Agric. Res. **40,** 585—614 (1930). (Ref. Bot. Zentralbl. **162,** 41—42.) — Dies., A cytological study of heterothallism in flax-rust. Journ. Agric. Res. **49,** 765—791 (1934). (Ref. Bot. Zentralbl. **169,** 375.) — Cunningham, G. H., The rust fungi of New Zealand together with the biology, cytology and therapeutics of the Uredinales. **20,** 261 S., 177 Fig., 1 Taf. Dunedin (N.Z.) 1931. (Ref. Bot. Zentralbl. **164,** 178.) — Dietel, P., Ochropsora, eine neue Uredineengattung. Ber. d. d. Bot. Ges. **13,** 401—402 (1895). — Ders., Pucciniaceae. Die natürlichen Pflanzenfamilien von A. Engler und K. Prantl. 2. Aufl., **6,** 55—56 (1928). — Fischer, Ed., Die Uredineen der Schweiz. Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz. II, **2,** 94, 591. S. Ochropsora, S. 455—458, Bern 1904. — Ders., Fortsetzung der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen der Rostpilze (Schluß). Ber. d. schweiz. Bot. Ges., **15,** 1—13 (1905). — Ders., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Uredineen. Zentralbl. f. Bakt., II. Abt. **28,** 139—152 (1910). — Holden, R. J., and Harper, R. A., Nuclear divisions and nuclear fusion in Coleosporium Sonchi-arvensis Lév. Wisconsin Acad. of Sciences, Arts and Letters (1903). — Klebahn, H., Die wirtswechselnden Rostpilze. 447 S. Ochropsora, S. 356—358. Berlin 1904. — Ders., Kulturversuche mit Rostpilzen. XII. Bericht (1903 u. 1904. Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten **15,** 65—108 (1905). — Ders., Kulturversuche mit Rostpilzen. XIII. Bericht (1905—1906). Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten **13,** 129—157. Ochropsora S. 143 (1907). — Ders., Uredineen in

1) Die Literatur ist hier nur zum Teil zitiert. Ich verweise auf die Listen in den Lehrbüchern von 1. Bessey, 2. Gäumann und 3. Gwynne-Vaughan und Barnes und den Arbeiten von Allen, R. F., 1930, 1934; Jackson, H. S., 1931; Orton, C. R., 1927; Rice, M. R., 1933; Ruttle, M. L., und Fraser, W. P., 1927.

Kryptogamenflora der Mark Brandenburg. Pilze III. **5a,** 69—947, Ochropsora, S. 753—758, Abb. S. 746 (1914). — Lindfors, Thore, Studien über den Entwicklungsverlauf bei einigen Rostpilzen aus cytologischen und anatomischen Gesichtspunkten. Svensk. Bot. Tidskr. **18,** 1—84 (1924). (Ref. Bot. Zentralbl. **146,** 295—296.) — Lohwag, H., Konidien als Homologe der Basidien. Ein Beitrag zur Lösung des Uredineenproblems. Archiv f. Protistenkunde **52,** 427—477. (Ref. Bot. Zentralbl. **149,** 378—379. Vgl. **152,** 228—229). — Mordvilko, A., Die Evolution der Zyklen und die Heterözie bei den Rostpilzen. Zentralbl. Bakt., II. Abt. **66,** 181—204, 505—531. [Ref. Bot. Zentralbl. **152,** 110 (1926)]. — Orton, C. R., A working hypothesis on the origin of rusts, with special reference to the phenomenon of heteroecism. Bot. Gaz. **84,** 113—138 (1927). (Ref. Bot. Zentralbl. **154,** 89). — Paul, H., Vorarbeiten zu einer Rostpilzflora Bayerns. Kryptog. Forsch. hrsg. von der bayer. bot. Ges. (1917), p. 48—73. (Ref. Bot. Zentralbl. **137,** 312). — Rice, M. R., Reproduction in the rusts. Bull. Torrey Bot. Club, **60,** 23—54 (1933). (Ref. Bot. Zentralbl. **167,** 146). — Ruttle, M. L., and Fraser, W. P. A cytological study of Puccinia coronata on Banner and Cowra 35 Oats. Univ. of Calif. Publ. in Bot. **14,** 21—72, 8 Taf. (1927). (Ref. Bot. Zentralbl. **156,** 43—44). — Tranzschel, W., Versuche mit heterözischen Rostpilzen. Zentralbl. f. Bakt. u. Parasitenk., II. Abt., **11,** 106 (1903). — Ders., Travaux du Mus. bot. de l'Acad. Imp. des Sciences, St. Pétersbourg, livr. 2 (1904).

Anatomische Untersuchungen an Pflanzen der Namibwüste (Deutsch-Südwestafrika)[1].

Von Erika Zemke.

(Aus dem Botanischen Institut der Technischen Hochschule Stuttgart.)

Mit 30 Abbildungen im Text.

I. Einleitung.

Anatomische Untersuchungen an Pflanzenarten verschiedener Trockengebiete liegen bereits in größerer Zahl vor. Meist wurden dabei nur einzelne ökologisch-morphologische Gruppen, wie z. B. Stammsukkulente oder bestimmte systematische Gruppen, z. B. Mesembryanthemen, Chenopodiaceen, Tamaricaceen usw. herausgegriffen. Die Untersuchungen selbst wurden fast immer ohne genaue Kenntnis des Standortes und der ökologischen Verhältnisse des Verbreitungsgebietes vorgenommen. Man betrachtete die Wüsten als ein im ganzen trockenes Gebiet und versuchte in den anatomischen Eigenschaften der Pflanzen Anpassungen an die extremen Verhältnisse zu erblicken.

Die Untersuchungen der letzten Jahre haben aber immer mehr gezeigt, daß die Wüste in ökologischer Hinsicht durchaus kein gleichartiges Gebiet ist, daß auch in der Wüste die einzelnen Standorte in bezug auf die Wasserverhältnisse sehr verschieden sein können und daß demgemäß das physiologisch-ökologische Verhalten der Wüstenpflanzen durchaus nicht einheitlich ist.

Es soll deshalb in der vorliegenden Arbeit der Versuch gemacht werden, bestimmte Pflanzentypen, die für die verschiedenen Standorte ein und desselben Wüstengebietes charakteristisch sind, vergleichend anatomisch zu untersuchen. Dabei mußte sich zeigen, ob bei diesen Arten durch die standörtlichen Unterschiede Verschiedenheiten im anatomischen Bau bedingt werden, welche die Besonderheiten, die auf das allgemein trockene Klima zurückzuführen sind, überlagern, ob also das Großklima oder die Verhältnisse des Standorts von größerer Bedeutung sind.

1) Erschienen als Dissertation der Technischen Hochschule zu Stuttgart.

Für die Untersuchungen wurden Pflanzen eines extremen Wüstengebietes, der Namib in Deutsch-Südwestafrika ausgewählt. Einerseits weil für dieses Gebiet eine ökologische Untersuchung von Walter unter Auswertung der Aufzeichnungen von Boß vorliegt, wobei besonders die verschiedenen Standorte berücksichtigt wurden, und andererseits weil Walter aus diesem Gebiet auch lebende Pflanzen, Alkohol- und Herbarmaterial mitgebracht hat und dieses mir zur Verfügung stellte.

Außer den Namibpflanzen im eigentlichen Sinne des Wortes wurden ergänzend auch andere ähnliche Typen jeweils zum Vergleich untersucht. Sie stammten aus anderen Teilen von Südwest- resp. Südafrika, also aus einem Gebiet mit mehr humidem Klima, aber von Standorten, die ähnliche Verhältnisse aufwiesen wie in der Namib. Es handelte sich dabei um Pflanzen, die in ihrem äußeren Habitus durchaus an bestimmte Wüstenpflanzen erinnerten.

Damit hätten wir also die Möglichkeit die vergleichend anatomische Untersuchung auf Arten auszudehnen, die

1. in einem Klimagebiet unter verschiedenen Standortverhältnissen vorkommen und
2. in verschiedenen Klimagebieten, aber an ähnlichen Standorten wachsen.

Auf diese Weise sind für die Untersuchungen neue und bisher in der anatomischen Literatur nur wenig beachtete Gesichtspunkte gegeben. Soweit über die hier berücksichtigten Typen schon anatomische Angaben vorliegen, werden diese an entsprechender Stelle erwähnt. Es handelt sich dabei meist nicht um dieselben Arten, sondern um ihnen nahe verwandte.

Die Untersuchungsmethoden waren die in der Pflanzenanatomie üblichen. Es wurde besonderes Gewicht auf quantitative Messungen (Spaltenzahl, Größe der Spalten, Dicke der Epidermis und Kutikula) gelegt. Von den meisten Pflanzen konnten Mikrotomschnitte ohne Einbettung bei sehr schräg gestelltem Messer hergestellt werden. Die Sukkulenten mußten dabei vorher etwas in Alkohol gehärtet, kleinere Objekte zwischen Holundermark eingeklemmt werden.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. H. Walter, danke ich für die Überlassung des Materials, für die Anregung zu vorliegender Arbeit und für die stete Hilfe und Förderung, die er mir bei der Durchführung der Untersuchung zuteil werden ließ aufs beste. Außerdem danke ich Herrn Dozent Dr. M. Steiner für seine Ratschläge und stete Hilfsbereitschaft.

II. Die Standortsverhältnisse in der Namibwüste und die zur Untersuchung verwendeten Pflanzenarten.

Die Namib ist ein extremes Wüstengebiet, das sich durch sehr spärliche, episodisch fallende Niederschläge und eine große Vegetationsarmut auszeichnet. Die Niederschläge setzen in dem küstennahen Gebiet oft viele Jahre aus, sie nehmen nach dem Inneren des Landes allmählich zu, erreichen aber selbst an der inneren Namibgrenze im Mittel kaum 100 mm.

Eine Eigentümlichkeit der Namibwüste ist die große Nebelhäufigkeit im küstennahen Teil, die durch den kalten, die Küste bespülenden Benguellastrom bedingt wird. Walter bezeichnet deshalb die Namib als „Nebelwüste", führt aber zugleich aus, daß durch den Nebel zwar die Luftfeuchtigkeit an der Küste stark erhöht wird, daß die durch den Nebel dem Boden zugeführte Wassermenge aber im allgemeinen zu gering ist, um der Vegetation etwas zu nützen. Nur dort, wo an glatten Felswänden der Nebel sich niederschlägt, und das Nebelwasser zusammenfließt, kann es von den Pflanzen durch die Wurzeln aufgenommen werden. Daß höhere Pflanzen durch ihre oberirdischen Organe das Nebelwasser so stark aufzunehmen vermögen, daß sie ohne Bodenfeuchtigkeit auskommen können, ist für die Namibpflanzen unwahrscheinlich.

Die Luftfeuchtigkeit nimmt nach dem Inneren zu rasch ab und macht einer extremen Trockenheit Platz. Aber selbst an der Küste kann bei Ostwinden die Luft sehr trocken und heiß werden. Nähere Angaben darüber findet man bei Walter (1936).

Der zweite Faktor, der für die Vegetation von Bedeutung ist, ist neben der Trockenheit die Versalzung des Bodens. Auch diese nimmt von der Küste nach dem Inneren des Landes ab. Sie ist im allgemeinen in den Geländemulden größer als auf den Erhebungen. Besonders stark neigen dazu die Stellen, wo das Grundwasser den Boden bis an die Oberfläche durchfeuchtet. Auch darüber ist Näheres bei Walter (1936) zu finden. Damit wäre das Wichtigste über die allgemeinen Standortsverhältnisse gesagt.

Was die Standorte anbelangt, so können wir folgende Typen unterscheiden:

1. Felsstandorte der äußeren Namib.

Es handelt sich hauptsächlich um Marmor-, Quarzit- und Diabasrücken, welche die günstigsten Standorte für die interessanten Sukkulentengesellschaften der äußeren Namib abgeben. Durch die sich an den Felsen niederschlagenden Nebel sind die Wasserverhältnisse günstiger als auf den ebenen Flächen. Dazu kommt, daß diese Standorte am wenigsten versalzen sind.

Von den hier vorkommenden Arten wurden untersucht;

a) Die Asclepiadaceen *Hoodia Currori* und *Trichocaulon Dinteri*,
b) die Euphorbiaceen *Euphorbia Dinteri* und *E. lignosa*,
c) die Liliacee *Aloë asperifolia*,
d) die Crassulacee *Cotyledon orbiculata*,

e) die Composite *Senecio longiflorus*,
f) die Geraniacee *Sarcocaulon Marlothii*,
g) die Mesembryanthemen *Lithops Ruschiorum*, *Hereroa Bossii* und *Conophytum saxetanum*.

2. Ebene Flächen der äußeren Namib.

Sie zeichnen sich durch sehr extreme Verhältnisse aus. Der Nebelniederschlag netzt nur die Bodenoberfläche und verdunstet sofort, wenn die Sonne erscheint, ohne eine für die Pflanzen ausnutzbare Bodenfeuchtigkeit zu hinterlassen. Außerdem ist der Boden ziemlich stark salzhaltig.

Meist sind diese Teile der Wüste ganz vegetationslos. Nach dem starken Regen von 1934 aber wurden sie von Regenjahr-ephemeren Mesembryanthemen besiedelt. Von diesen wurde hier *Mesembryanthemum salicornioides* untersucht.

3. Brackige Riviere der äußeren Namib.

Hierbei handelt es sich um ausgesprochen feuchte Standorte mit einem Grundwasserspiegel, der häufiger weniger als 1 m unter der Oberfläche steht. Der Boden ist durch kapillaren Wasseranstieg ganz durchfeuchtet. Das Grundwasser selbst ist nur wenig brackig. Trotzdem reichert sich das Salz durch die Wasserverdunstung an der Bodenoberfläche so stark an, daß eine Salzkruste entsteht.

Alle hier wachsenden Arten sind Halophyten, sukkulente oder auch nichtsukkulente. Untersucht wurden:

a) Die Mesembryantheme *Cryophytum Barkleyanum*,
b) die Zygophyllacee *Zygophyllum Stapffii*,
c) die Chenopodiaceen *Arthrocnemum glaucum* und *Salsola cf. Zeyheri*,
d) die Amaranthacee *Arthraerua Leubnitziae*,
e) die Tamaricacee *Tamarix Engleri*[1]),
f) die Graminee *Sporobolus pungens*.

4. Ebene Flächen der mittleren Namib.

Die Verhältnisse sind hier nicht ganz so extrem wie im äußeren küstennahen Teil. Die Nebelhäufigkeit nimmt ab, dafür regnet es aber schon mehr, und in guten Regenjahren wie 1934 bedeckt sich die ganze Fläche vorübergehend mit Gras. Die Böden sind im allgemeinen wenig oder gar nicht salzig.

Im Übergangsgebiet zwischen äußerer versalzener und innerer nicht versalzener Namib kommt die berühmteste Pflanze von Südwest, die *Welwitschia mirabilis*, vor. Die meisten anderen Arten sind nicht so streng an diesen Standort gebunden. Sie stoßen in die äußere Namib vor, halten sich dann aber mehr vereinzelt zwischen Felsen oder am Rande nicht brackiger Riviere. Weiter im Landinneren werden sie auf den ebenen Flächen immer häufiger.

Untersucht wurden außer der Gymnosperme *Welwitschia mirabilis* noch das Gras *Aristida ciliata* var. *capensis*, die der *A. Schaeferi* nahe

1) Von H. Schinz bestimmt; K. Dinter bezeichnete die Art als *T. usneoides*.

verwandt ist, die Scrophulariaceen *Lyperia litoralis* und *Chaenostoma corymbosa*, die Acanthaceen *Justicia arenicola* und *Petalidium variabile* und die Compositen *Tripteris arborescens*, *Gazania varians* und *Helichrysum roseo-niveum*.

Anschließend wollen wir die interessante poikilohydre Art *Myrothamnus flabellifolia* behandeln, die erst an der inneren Namibgrenze, dann aber überaus häufig an felsigen Hängen auftritt. Sie kann als Charakterpflanze der Übergangszone von Namib zum Gras und Buschland des Inneren gelten und wurde von Walter im Norden von den Brandbergen über Spitzkopje und die Umgebung von Karibib-Nudis bis südlich in den östlichen Teilen der Naukluft festgestellt.

5. Nichtbrackige Riviere.

Hier handelt es sich um „Wüstenstandorte", die nicht mehr als trocken zu bezeichnen sind. In Übereinstimmung damit zeigen diese „Wüstenpflanzen" einen ganz anderen Habitus. Sie sind an günstige Wasserverhältnisse des Bodens gebunden und nur mit ihren oberirdischen Organen der trockenen und heißen Wüstenluft ausgesetzt. Das von den Wurzeln erreichbare Wasser ist nicht oder nur sehr schwach salzhaltig. Es handelt sich dabei selten direkt um Grundwasser, sondern meist um nach dem Abkommen der Riviere vom Boden kapillar zurückgehaltene Feuchtigkeit, die in dem sandigen Grund vor direkter Verdunstung geschützt ist.

Von den hier vorkommenden Pflanzen wurden untersucht:

a) die krautige Asclepiadacee *Gomphocarpus fruticosus*,
b) die Leguminosen *Sesbania aculeata* (krautig) und der Baumstrauch *Parkinsonia africana*,
c) die Holzpflanzen: *Rhus cf. mucronata* (Anacardiaceae), *Salvadora persica* (Salvadoraceae) und *Euclea pseudebenum* (Ebenaceae).

III. Spezieller Teil.

Die an denselben Standorten vorkommenden aber verschiedenen Familien angehörenden Pflanzenarten unterscheiden sich in anatomischen Einzelheiten so stark voneinander, daß es zweckmäßig erscheint, sie zu systematischen Gruppen zusammenzufassen.

1. Pflanzen der felsigen Standorte.

a) Sukkulente Asclepiadaceen.

Die untersuchten Formen *Hoodia Currori* und *Trichocaulon Dinteri* gehören zu den Stapelien, die sich durch sukkulente Sproßachsen, Blattreduktion, Bedornung und Mamillen- resp. Rippenbildung auszeichnen. Genauere Angaben über die Struktur der Sproßachsen macht Treiber (1891); bei Troll (1937) findet man eine kurze Zusammenfassung der

morphologischen Verhältnisse. Bei *Trichocaulon* bilden die Blattorgane sechseckige, nur wenig vorgewölbte Blattkissen, wobei vom Oberblatt höchstens nur in der Nähe des Vegetationspunktes ganz reduzierte Blattschüppchen zu erkennen sind. Die Blattkissen stehen in vielgliederigen Wirteln und ordnen sich zu etwa 12 Orthostichen an. Der ganze Vegetationskörper bleibt unverzweigt und behält länglich-kugelförmige Gestalt (Fig. 1). Bei *Hoodia* bilden die übereinanderstehenden Blattkissen der verschiedenen Wirtel Rippen, deren Zahl doppelt so groß ist, wie die Zahl der Wirtelglieder und 10 häufig übersteigt. Die Sprosse bilden 30—60 cm hohe und 6—8 cm dicke Stämme von graugrüner Farbe und kaktusähnlichem Aussehen. Jede Blattanlage ist an den Rippen an einem kurzen, nach unten gerichteten Dorn zu erkennen. Ganz ähnlich wie *Hoodia* ist auch *Tavaresia* gebaut. Die Stämmchen

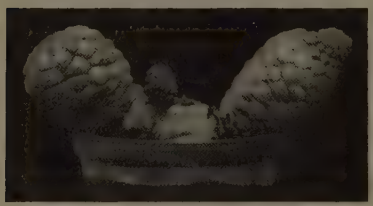


Fig. 1. *Trichocaulon Dinteri*, Habitus.

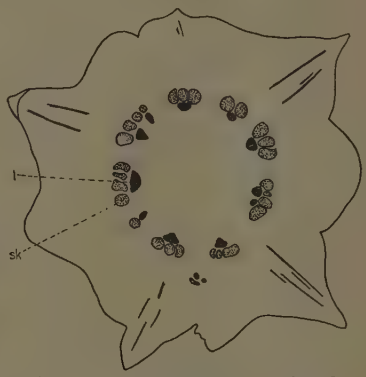


Fig. 2. *Tavaresia grandiflora*, Sproßquerschnitt, l = Leitbündel, sk = Sklerenchymfaserstränge.

sind zierlicher, besitzen meist 6—10 Rippen und stehen in der Regel in größeren Gruppen beisammen. Aus jeder Blattanlage entwickeln sich drei Dornen; zwei davon sind abwärts und der mittlere nach oben gerichtet. *Tavaresia* kommt in der eigentlichen Namib nicht mehr vor, sondern nur im Grenzgebiet; so wurde sie z. B. westlich vom Erongogebirge an dessen Fuß festgestellt.

Über den anatomischen Bau sukkulenter Asclepiadaceen hat Boosfeld (1920) vergleichende Untersuchungen durchgeführt. Der Stammquerschnitt ist bei den genannten Arten sehr ähnlich gebaut. Als Beispiel führe ich denjenigen von *Tavaresia grandiflora* [1]) an (Fig. 2). Die Leitbündel liegen getrennt voneinander in einem Kreis angeordnet an der Grenze zwischen der breiten, mit zahlreichen Bastfasersträngen durchzogenen Rinde und dem aus weitmaschigem, interzellularenreichen

1) Sie steht der *T. Barklyi N. E. Br.* 2 sehr nahe.

Gewebe bestehenden stark ausgebildeten Mark. Bei allen drei Arten beschränkt sich das Assimilationsgewebe auf den äußersten Teil der Rindenschicht. Hier sind die Zellen in etwa 10—15 Reihen vorwiegend radial gestreckt; die inneren chlorophyllfreien Parenchymzellen haben mehr rundliche Gestalt. Die Gefäßbündel sind bikollateral gebaut (Fig. 3) und werden durchweg an der Außenseite von mächtigen Sklerenchymfasersträngen mit schraubiger Fibrillärstruktur begleitet[1]). Vom Leitbündelring abzweigend durchziehen zahlreiche kleine Blattspurstränge die Rinde. Das Mark besitzt in großer Zahl dünnwandige, ziemlich englumige, ungegliederte Milchröhren. Bei *Tavaresia grandiflora* sind sie auch in der Rinde häufig, bei den beiden anderen Arten aber spärlich anzutreffen. Bei *Hoodia* schließt sich die Rinde durch eine stärkeführende Scheide gegen die Leitbündel und ihre mechanischen Elemente ab.

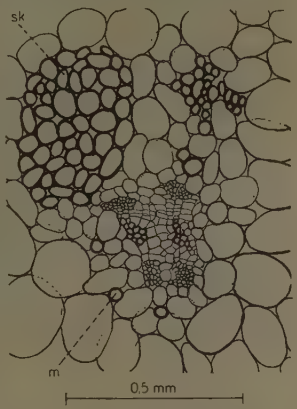


Fig. 3. *Tavaresia grandiflora*, bikollaterales Leitbündel mit darüberliegenden breiten Sklerenchymfasersträngen, Gefäßbündel sehr schwach ausgebildet. sk = dünnwandiges Sklerenchym, m = Milchröhren.

Auch die Epidermis ist bei den drei Arten ziemlich übereinstimmend beschaffen. Die Zellen sind in der Aufsicht geradwandig polygonal oder annähernd quadratisch (*Hoodia*), verhältnismäßig klein und dünnwandig und bei *Tavaresia* und *Trichocaulon* nur schwach kutinisiert. Nur bei *Hoodia* ist die Kutikularschicht etwas verstärkt. Die Stomata sind überall nicht eingesenkt und werden von zipfelförmigen, kutinisierten Vorhofleisten überdeckt (Fig. 5*c*).

Bei *Hoodia* sitzt der 5 mm lange Dorn auf einem warzenförmigen Blattpolster[2]). Ein Längsschnitt durch die Dornansatzstelle zeigt, daß der Dorn vom parenchymatischen Blattpolstergewebe durch zwei Zellschichten getrennt wird (Fig. 4*a* u. *b*).

1) Erwähnt seien bei einem im Gewächshaus kultivierten Exemplar hyphenähnliche Zellen, die sich zwischen Sklerenchymfasern und Siebteil hinziehen. Sie bilden Queranastomosen und sind mit Querwänden versehen. Ihr gelblich-grün gefärbter, hyaliner Zellinhalt zerfällt in älteren Präparaten in kleine, kugelige Tröpfchen, vermutlich handelt es sich um einen parasitischen Pilz.

2) Auf sämtlichen Dornen wurden perithecien- oder pyknidenartige Gebilde beobachtet, die sich schon makroskopisch als kleine, schwarze Pünktchen abhoben. Ein Zusammenhang mit den Zellhyphen im Sproßinnern konnte nicht festgestellt werden.

Zuerst folgt auf das Parenchym eine ziemlich starke Korkschicht, die von einer Reihe Zellen abgelöst wird, deren äußere Tangentialwände verdickt und ver-

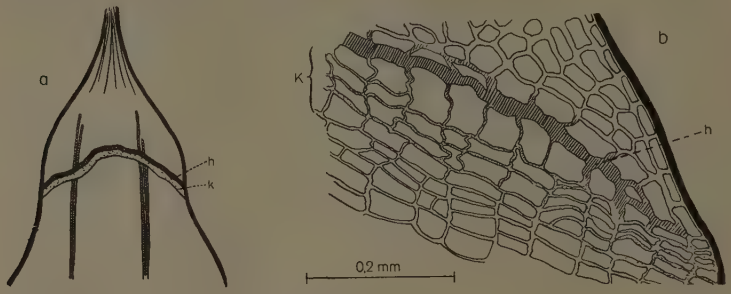


Fig. 4. *Hoodia Currori: a*) Medianschnitt durch ein Blattpolster mit Dorn, der durch verholzte und verkorkte Zellschichten von dem darunter liegenden Gewebe getrennt wird; *b*) die Trennungsschichten stärker vergrößert, K = Korkzellen, h = verholzte Zellen.

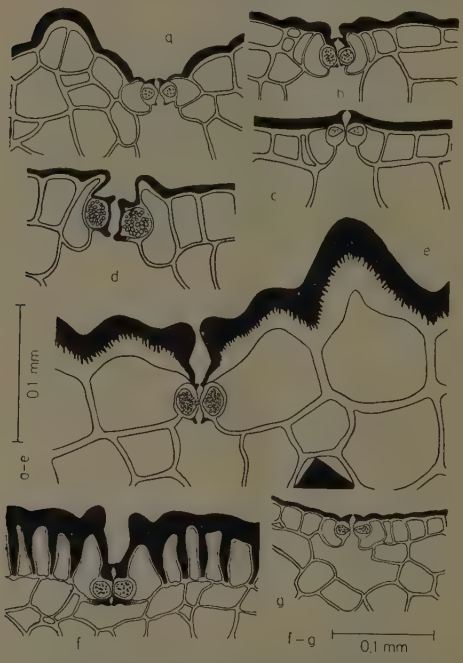


Fig. 5. Epidermis und Spaltöffnungen von: *a*) *Euphorbia Dinteri*, *b*) *Euphorbia* spec. aus Tsumeb, *c*) *Hoodia Currori*, *d*) *Senecio longiflorus*, *e*) *Aloë asperifolia*, *f*) *Sanseviera cylindrica*, *g*) *Caralluma lateritia*.

holzt sind. Die weiter nach außen sich anschließenden Zellen sind zuerst quadratisch bis polygonal und dickwandig, gehen dann aber in langgestreckte Zellen über. Diese bilden den eigentlichen Dorn und geben keine Holzreaktion mehr. Durchzogen werden die Blattpolster von einzelnen Leitbündeln, die weit hinauf bis zu den langgestreckten Zellen reichen.

Zum Vergleich wurde außerdem die stammsukkulente *Caralluma lateritia* aus Tsumeb herangezogen. Sie wächst dort im NO des Landes schon unter ganz anderen klimatischen Bedingungen, in einem Gebiet mit einer ausgeprägten Sommerregenzeit und Niederschlägen über 500 mm. Die vorherrschende Vegetation ist

deshalb ein Trockenwald. *Caralluma* findet man vereinzelt an felsigen Standorten, oft unter Büschen.

Die Sprosse sind bei dieser Gattung entsprechend den dekussiert stehenden Blattorganen vierkantig. Jedoch sind letztere als abstehende, fleischige Zähne an den Kanten deutlich ausgebildet und laufen in eine hornartige Spitze aus (Fig. 6). Die Farbe der Pflanze erscheint grünlichgrau, durch rötliche, verwaschene Flecken marmoriert.

Fig. 6. *Caralluma lateritia*, Habitus.

Anatomisch unterscheidet sich diese Form von den Wüstenarten nur wenig. Das Querschnittsbild ist ganz ähnlich wie bei den bereits besprochenen sukkulenten Asclepiadaceen. In Anordnung und Gestalt der Rindenschicht, der kleinen zahlreichen Leitbündel und des Markes bestehen keine wesentlichen Unterschiede. Im Mark fanden sich in der Nähe der Leitbündel lediglich eine große Zahl von Zellen mit fettähnlichem Inhalt. Im übrigen enthalten die Markzellen reichlich Stärke.

Die quadratischen Oberhautzellen sind wenig vorgewölbt und sehr schwach kutinisiert (Fig. 5 *g*). Aus Tab. 1 ist zu ersehen, daß in bezug auf Epidermis und Spalten bei allen vier Arten keine wesentlichen Unterschiede bestehen; doch ist das Wassergewebe bei *Caralluma* erheblich schwächer ausgebildet als bei den anderen Formen. Die Verkleinerung der Ober-

Tabelle 1. Ausbildung der Epidermis[1]), Spaltenzahl und -größe bei den sukkulenten Asclepiadaceen.

	Dicke der Kutikularschicht (μ)	Dicke der äußeren Zellulosewand (μ)	Spaltöffnungen	
			Zahl pro mm²	Größe (Länge × Breite in μ)
Hoodia Currori	6	2,5	19	35×19
Trichocaulon Dinteri ..	2,5—3,5	2,5	24	26×15
Tavaresia grandiflora ..	2	2	17	29×12
Caralluma lateritia	3,5	4—6	17	30×15

1) Die Kutikula und die vielfach darunter liegenden kutinisierten Wandschichten wurden zusammengefaßt und lediglich die Aufmerksamkeit auf die Dicke der mit Sudan III färbbaren Zellwandschichten gerichtet. Desgleichen wurde die Dicke der sich weiter nach innen anschließenden Wandteile, „der Zelluloseaußenwand", gemessen.

fläche und der mächtigere Wasserspeicher scheint den Wüstenpflanzen allein schon die größere Dürreresistenz zu verleihen und die Überdauerung langer Trockenperioden zu ermöglichen.

Außerdem wurden eine Reihe von südafrikanischen Stapelien, die im Gewächshaus des Botanischen Gartens in Stuttgart kultiviert werden, wie *Heurnia barbata*, *Heurniopsis decipiens*, *Duvalia elegans*, *Piaranthus comptus*, *Stapelia gigantea*, zum Vergleich herangezogen. Wir brauchen auf ihre Anatomie nicht einzugehen, da auch sie keine wesentlichen Unterschiede gegenüber den besprochenen Südwesterpflanzen zeigen.

Grundsätzlich anders ist dagegen die beblätterte Rivierpflanze *Gomphocarpus fruticosus* gebaut. Auch sie besitzt als Asclepiadacee bikollaterale Leitbündel und ungegliederte Milchröhren. Die sukkulente Ausbildung der Sprosse und die Blattreduktion fehlen aber vollkommen. *Gomphocarpus* ist ein etwa 1,5 m hoher Halbstrauch mit am Grunde verzweigten Sprossen. Die Blätter sind dünn, lineallanzettlich, etwa 10 cm lang und 2 cm breit. Sie besitzen einen dorsiventralen Bau, was bei Wüstenpflanzen sehr selten ist; auf der Blattoberseite ist ein typisches Palisadengewebe, auf der Unterseite ein lockeres Schwammparenchym ausgebildet.

Der bikollaterale Hauptnerv wird auf der Unterseite von einem dünnwandigen, hellen, wasserspeichernden Parenchymgewebe umschlossen. Die Epidermis beider Blattseiten ist in der Flächenansicht wellig. Die Außenwände sind im allgemeinen dünn, ebenso die Kutikula. In der Umgebung der wenigen Haare sind die Oberhautzellen radial gestreift; hier erscheint deshalb die Kutikula im Schnitt zackig (Fig. 27 *d*). Die Deckhaare bestehen aus drei bis vier dünnwandigen langgestreckten, ebenfalls schwach kutinisierten Zellen.

Der Bau der Spaltöffnungen unterscheidet sich von den sukkulenten Formen wenig; die Stomata sind ebenfalls nicht versenkt und besitzen gegen den Spalt vorspringende, kutinisierte Vorhofleisten. Ihre Zahl ist aber bei den *Gomphocarpus*-Blättern unvergleichlich größer. Sie beträgt auf der Unterseite 367, auf der Oberseite 77 pro mm^2. Schon daraus ist der ganz andere ökologische Typus und die andere Lebensintensität zu ersehen. Die Kutikula ist nur 1 μ dick, die äußere Zellulosewand 3 μ, am Hauptnerv 7 μ.

b) Sukkulente Euphorbien.

Aus der Namib habe ich *Euphorbia Dinteri* und *E. lignosa* untersucht. Zum Vergleich wurde wiederum eine nicht bestimmte Art aus Tsumeb herangezogen, die der *E. Dinteri* habituell sehr ähnlich ist.

Euphorbia Dinteri gehört zu den großen sukkulenten Kandelaber-Euphorbien. Die Sprosse verzweigen sich aber schon gleich am Grunde und wachsen bogenförmig nach außen, wodurch halbkugelförmige Ge-

bilde von 1,5—2 m Höhe und etwa 3 m Durchmesser entstehen. Die Sprosse werden durch die Verschmelzung der in Längsreihen angeordneten und wirtelig stehenden Blattpolter 6—8kantig. Die Blätter sind bis auf die zwei Stipulardornen, die eine Länge von 10—19 mm erreichen, vollkommen reduziert (Fig. 7, links)[1]). Auch die *Euphorbia* aus Tsumeb ist ähnlich gebaut, nur sind die Stämme der dekussierten Blattstellung entsprechend im typischen Falle vierkantig. Von ganz anderem Habitus ist dagegen *E. lignosa*. Sie bildet einen nur kleinen, 50 cm hoch werdenden, stark verästelten Strauch mit stielrunden Ästen und Zweigen (Fig. 7, rechts), die holzig und wenig sukkulent sind. Die schuppenartigen Blätter werden nur an den jungen Sproßenden ausgebildet und früh abgeworfen. Die Blattstellung ist spiralig; Mamillen oder Rippenbildung fehlen.

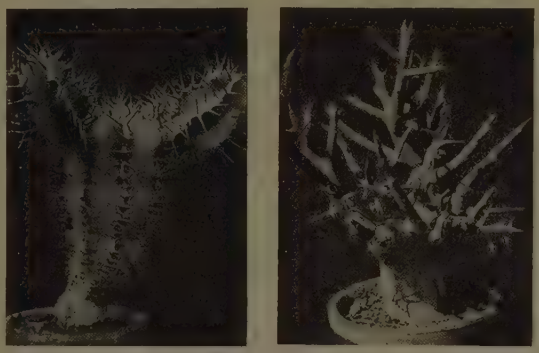


Fig. 7. Habitus: links *Euphorbia Dinteri*, rechts *Euphorbia lignosa*.

Entsprechend diesen äußeren Unterschieden sind auch die Querschnittsbilder verschieden gestaltet (Fig. 8*a* u. *b*). Während bei den sukkulenten Formen die Leit- und Festigungselemente gegenüber dem Wassergewebe ganz zurücktreten, ist bei *E. lignosa* ein durch sekundäres Dickenwachstum sich verstärkender, fast geschlossener Holzring vorhanden. Bei den sukkulenten Formen ist die Anatomie sehr ähnlich.

Die Epidermiszellen von *E. Dinteri* sind in der Flächenansicht gewellt und papillös vorgewölbt. Bei den übrigen Formen sind sie dagegen geradwandig und eben bis schwach gewölbt. Die Spaltöffnungen erscheinen nicht oder kaum eingesenkt. Sie besitzen bei allen Arten deutlich ausgeprägte kutinisierte Vor- und Hinterhofleisten (Fig. 5*a* u. *b*).

1) Von ähnlichem Bau ist eine verwandte, nach dem vorliegenden Material jedoch nicht bestimmbare *Euphorbia*, die aber nur 4—6 braune Längskanten besitzt. Daß es sich um eine Jugendform von *E. Dinteri* handelt, ist nicht wahrscheinlich, da sie in verschiedenen anatomischen Eigenschaften abweicht. Möglicherweise liegt eine neue Art vor.

Das chlorophyllführende Gewebe beginnt unter der Epidermis mit kleinen in radialer Richtung gestreckten Parenchymzellen und geht nach innen zu in große, rundliche, chlorophyllfreie Zellen über.

Das Mark besteht aus dünnwandigen, großmaschigen, interzellularenreichen, wasserspeichernden Zellelementen. Bei *E. Dinteri* ist das Mark grob quer gefächert und bildet in jungen Sprossen linsenförmige Hohlräume; im Alter werden die Stämme vermutlich hohl. Die nahestehende *E. spec.* hat kein gefächertes Mark, sondern wie diejenige aus Tsumeb einen lückenlosen zentralen Wasserspeicher. Die für Euphorbiaceen charakteristischen, meist weitlumigen und dickwandigen Milchröhren verlaufen vornehmlich in der Rinde an der Außenseite des Phloems, durchziehen aber auch sonst vereinzelt Rinde und Mark. Im allgemeinen erstrecken sie sich in der Längsrichtung der Sprosse, nur an den Knoten verlaufen sie häufiger auch quer. Die kollateralen Leitbündel liegen isoliert zu einem lockeren Ring geordnet, der der Kontur des Sprosses folgt. Nach den Kanten hin durchziehen zahlreiche feine Blattspurstränge die Rinde.

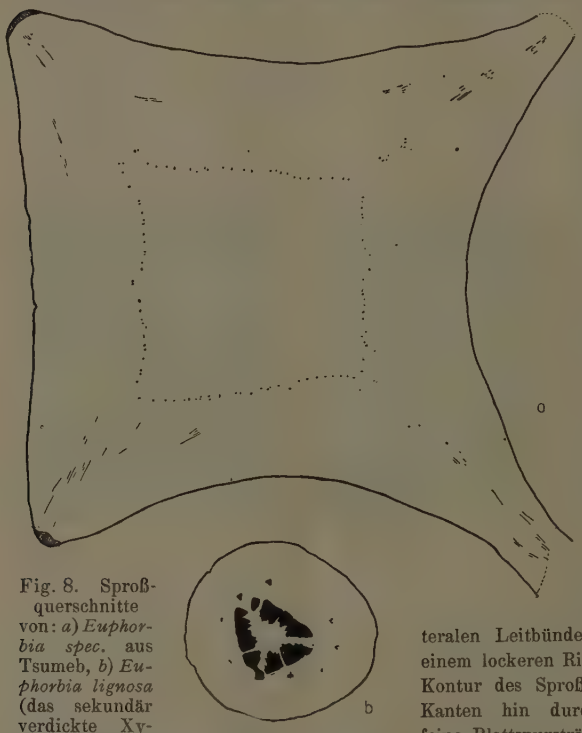


Fig. 8. Sproßquerschnitte von: *a) Euphorbia spec.* aus Tsumeb, *b) Euphorbia lignosa* (das sekundär verdickte Xylem ist fast zu einem Ring geschlossen.

Die Stipulardornen bestehen aus verkorkten Zellen, die im Längsschnitt faserförmige Gestalt und schraubige Fibrillärstruktur besitzen. *E. lignosa* weicht im anatomischen Bau der Sprosse insofern ab, als hier in den drehrunden Zweigen allmählich ein geschlossener Holzring entsteht, der eine ziemliche Breite erreichen kann. Die Verholzung ist hier stärker als bei allen anderen untersuchten Euphorbien (Fig. 8 *b*). Der Holzring wird von Markstrahlen aus dünnwandigen, meist radial gestreckten Zellen durchbrochen. Der Bau der unverdickten primären Achsen ist ganz entsprechend wie bei den sukkulenten Arten, nur sind die Wasserspeicher erheblich schwächer ausgebildet. Die kleinzellige Epidermis ist eben und zeigt nur vereinzelt kurze, haarartige Ausstülpungen. Die nicht eingesenkten Stomata sind wie bei den anderen Formen gebaut.

Vergleicht man die *Euphorbia* aus Tsumeb mit den Namib-Euphorbien (Tab. 2), so bemerkt man, daß ihre Kutikula deutlich dünner ist. Die Zahl der Spalten ist größer als bei *E. lignosa*, kommt aber der von *E. Dinteri* nahe. Also auch hier sind keine auffallenden anatomischen Unterschiede festzustellen.

Tabelle 2. Ausbildung der Epidermis, Zahl und Größe der Stomata bei südwestafrikanischen Euphorbien.

	Dicke der Kutikularschicht (μ)	Dicke der äußeren Zellulosewand (μ)	Spaltöffnungen	
			Zahl pro mm²	Größe (Länge × Breite in μ)
Euphorbia Dinteri	6—8,5	3,5	40	28×15
Euphorbia spec......	3—6	2—3	23	32×14
Euphorbia lignosa.....	6—7	1	22	34×13
Euphorbia aus Tsumeb .	4	3	41	34×16

c) Sukkulente Liliaceen.

Von diesen ist nur noch die stammlose, rosettenbildende *Aloë asperifolia* in der Namib verbreitet. *Aloë rubrolutea* dagegen, die einen 25 cm dicken, über 1 m hohen Stamm ausbilden kann, meidet die Namib, ist dafür aber durch das ganze Hereroland und noch weiter südlich an felsigen Standorten, namentlich auf Kalk, sehr verbreitet. Zum Vergleich wurde außerdem noch eine andere sukkulente Liliacee, *Sanseviera cylindrica*, herangezogen, deren Hauptverbreitungsgebiet im NO bei Tsumeb und Grootfontein liegt. Sonst kommen *Sansevieren* in SW-Afrika nur geschützt unter Felsen an Steilhängen vereinzelt vor, so z. B. noch bei Voigtsgrund im Bezirk Mariental. *Sanseviera* meidet somit deutlich die trockensten Standorte, sucht diese aber in dem viel feuchteren Ostafrika stets auf und bedeckt dort im „Pori“ ganze Flächen.

Das fleischige Blatt von *Aloë asperifolia* ist nach der hinreichend bekannten Art aller Aloëspecies gebaut, so daß sich eine eingehende Beschreibung erübrigt. Das Bauprinzip besteht darin, daß ein umfangreiches, dünnwandiges, schleimführendes Wassergewebe allseits von einem dünnen peripheren Mantel palisadenartig gestreckter, chlorophyllreicher Zellen umhüllt wird. An der Grenze von Wasser- und Assimilationsgewebe liegen zu einem Ring geordnet die kollateralen, von aloinhaltigen Sekretzellen begleiteten Leitbündel (vgl. Metzler 1934, Taf. 1). Das Blatt von *Aloë rubrolutea* ist ganz entsprechend gebaut. Die beiden Arten unterscheiden sich anatomisch im wesentlichen nur in der Ausbildung der Epidermis.

Die Kutikula von *A. asperifolia* ist dicker und die Spaltenzahl wesentlich geringer als bei *A. rubrolutea* (Tab. 3). Beide Formen sind jedoch durch relativ stark kutinisierte Epidermiszellen gekennzeichnet. Die Kutikularschichten schieben sich bei *A. asperifolia* als mächtige Zapfen seitlich zwischen die Zellen ein (Fig. 5 *e*), nicht jedoch bei

A. rubrolutea, im Gegensatz zu der Feststellung von Fritz (1935), der vermutlich falsch bestimmtes Gewächshausmaterial untersucht hat. Die äußere Zellulosewand der Epidermiszellen ist ebenfalls sehr mächtig entwickelt, bei *A. rubrolutea* sogar noch weit stärker als bei der Art aus der Namib. Durch die erhebliche Verdickung der Oberhautzellen erscheinen die Stomata bei beiden Formen stark in die Tiefe versenkt. Die mit kutinisierten Vor- und Hinterhofleisten versehenen Spaltöffnungen von *A. asperifolia* werden von einem Wulst, der durch die Kutikularschicht der Nachbarzellen gebildet wird, überdeckt, so daß ein zweiter größerer Vorhof entsteht. Ganz ähnlich sind die Stomata der zweiten Form gebaut.

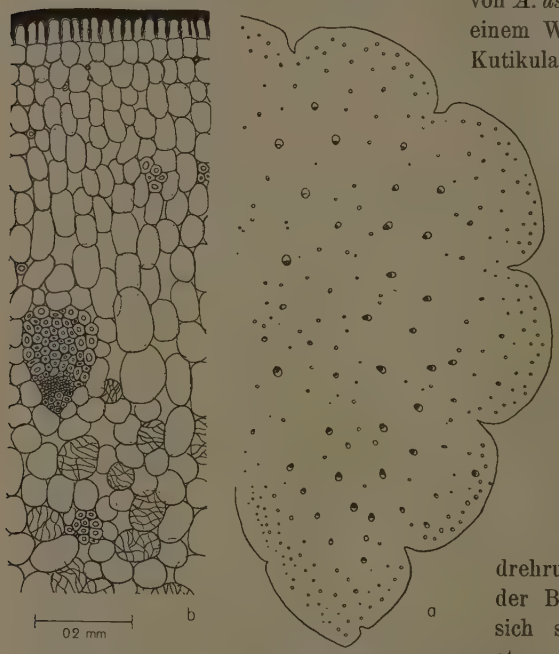


Fig. 9. *Sanseviera cylindrica*, *a*) Blattquerschnitt (eine Hälfte) *b*) ein Teil des Blattquerschnittes stärker vergrößert.

Sanseviera cylindrica ist habituell anders beschaffen als die Aloë-Arten. Das krautig-strauchige Gewächs wird ca. 1 m hoch. Die Blätter sind fast drehrund und nur an der Basis verbreitern sie sich scheidenartig. Das etwa 4—5 cm dicke Blatt läuft am Ende in eine derbe Stachelspitze aus.

Die radial gestreckten, meist englumigen Epidermiszellen besitzen eine stark ausgebildete Kutikula, die leistenförmig tief in die Radialwände der Epidermiszellen eingreift. Die Zellulosewand ist dagegen allseits ziemlich dünn (Fig. 5 *f*). Die verhältnismäßig spärlich vorhandenen Spaltöffnungen sind tief eingesenkt. Die Schließzellen zeigen kräftig entwickelte Vor- und Hinterhofleisten.

Das Assimilationsgewebe beginnt unmittelbar unter der Epidermis und ist etwa 10 Zellreihen breit. Es besteht aus isodiametrischen bis radialgestreckten,

dünnwandigen Zellen. In dem inneren Teil des chlorophyllführenden Gewebes sind große und kleine, netzförmig ausgesteifte Speichertracheiden eingestreut, die nach dem Zentrum immer mehr an Größe und Zahl zunehmen (Fig. 9 *b*). Der zentrale, wasserspeichernde Raum wird fast ausschließlich von diesen Zellen ausgefüllt. Dazwischen liegen die über den ganzen Blattquerschnitt unregelmäßig verstreuten, kollateralen Leitbündel (Fig. 9 *a*). Die größten und stärksten Leitbündel finden sich meist im Innern des Blattes. Xylem- und Phloëmteil werden von Sklerenchymfasern begleitet. Letztere durchziehen in großer Zahl, in der Regel in mehr oder weniger dicken Strängen beisammenliegend, oder einzeln das Blatt in der Längsrichtung. *Sanseviera cylindrica* findet daher als Faserpflanze Verwendung (Engler und Drude 1910).

Vergleichen wir die drei sukkulenten Liliaceen in bezug auf die quantitativen anatomischen Merkmale untereinander (Tab. 3), so sehen wir, daß die Namibart die geringste Zahl von Spalten besitzt. Sie sind aber dafür größer. Die Epidermisaußenwand dagegen zeigt bei der Wüstenart keine eindeutige Ausprägung. Auch bei den Wüstenliliaceen wird es vor allen Dingen wohl auf die Oberflächenreduktion und Wasserspeicherung ankommen. In dieser Hinsicht ist *Sanseviera* sicher am ungünstigsten gestellt. Durch die stärkere Ausbildung des mechanischen Systems bildet sie bereits einen Übergang von den sukkulenten zu den xeromorphen Typen.

Tabelle 3. Ausbildung der Epidermis, Spaltenzahl und -größe bei sukkulenten Liliaceen.

	Dicke der Kutikularschicht (μ)	Dicke der äußeren Zellulosewand (μ)	Spaltöffnungen		
			Zahl pro mm² oben	unten	Größe (Länge × Breite μ)
Aloë asperifolia	16	19	25	24	59×43
Aloë rubrolutea	11	33	41	51	54×26
Sanseviera cylindrica ..	18	2,5	39		53×26

d) *Cotyledon orbiculata* (Crassulaceae).

Der bis etwa 1 m hoch werdende Halbstrauch besitzt ca. 7 cm lange und 4—6 cm breite, fleischige Blätter, mit scharfem, schwach gezähntem Rand. Auch die Stengel sind in frischem Zustand sukkulent und saftreich.

Das ganze zentrisch gebaute Blatt wird von einem interzellularenreichen Wassergewebe ausgefüllt. Die Zellen haben meist rundliche Gestalt und sehr dünne Wände. Der Chorophyllgehalt nimmt von außen nach innen ab. Unregelmäßig verstreut liegen in dem inneren Wassergewebe die kleinen, kollateralen Leitbündel.

Große, farblose Gerbstoffzellen mit wandständigem Plasma (vgl. Metzler 1924) sind für die meisten Crassulaceen charakteristisch.

Auch bei dieser Art treten sie in reichlicher Anzahl direkt unter der Epidermis auf, kommen aber auch im Blattinneren vor.

Die Epidermiszellen der Blätter erscheinen in tangentialer Richtung gestreckt. Ihre Außenwände sind kaum verdickt und nur ganz schwach kutinisiert. Die Spaltöffnungen liegen in gleicher Höhe mit der Epidermis. Kleine, kutinisierte, zipfelförmige Vorhofleisten springen gegen den Spalt vor; die Hinterhofleisten sind nur angedeutet.

Die Pflanze ist dadurch an Trockenheit angepaßt, daß sie nur bei genügender Feuchtigkeit ihre sukkulenten Blätter ausbildet, diese aber bei fortschreitender Dürre allmählich von unten her ihres Wasservorrates entleert, so daß schließlich nur die Spitzenblätter erhalten bleiben. Diese Fähigkeit der Reduktion der Blattmasse ist bei den beiden folgenden Arten noch stärker entwickelt.

Fig. 10. *Senecio longiflorus*, Sproßstück.

e) *Senecio longiflorus.*

Der Halbstrauch, der weit über die Namib hinaus, fast in ganz SW-Afrika verbreitet ist, besitzt wenig verzweigte, etwa fingerdicke, nur spärlich beblätterte, blaugrüne Sprosse mit fleischigen, heller grünen 4—6 cm langen lineallanzettlichen Blättern, die bei Dürre abgeworfen werden (Fig. 10).

Im Zentrum der sukkulenten Achse liegt um ein schwach entwickeltes, großzelliges Mark ein Ring von durch Dickenwachstum nur wenig verbreiterten, isolierten Xylemteilen. Die anschließenden Phloëmteile werden von schizogenen Harzgängen begleitet. Nach außen schließt die als mächtiger Wasserspeicher ausgebildete Rinde an. Sie besitzt in ihrem peripheren Teil radial gestreckte Assimilationszellen. Die Zelluloseaußenwände und die Kutikula sind wenig verdickt (3,5 μ u. 2,5 μ). Die Stomata sind auf dem Sproß etwas eingesenkt und nur spärlich (25 pro mm^2), (Fig. 5 *d*).

Auch das saftige Blatt besteht in der Hauptsache aus einem großmaschigen, interzellularenreichen Wassergewebe, das die Blattnerven einschließt. Die Blattepidermis ist noch weniger verdickt wie die des Sprosses, ebenso sind hier auf beiden Seiten die nichtversenkten Stomata in noch geringerer Anzahl vorhanden.

In der Namib findet man fast niemals eine beblätterte Pflanze; weiter innen im Lande ist sie dagegen in der Regenzeit reich beblättert und kaum wiederzuerkennen.

f) *Sarcocaulon Marlothii.*

Der kleine bis 30 cm hohe Halbstrauch hat sparrige Äste mit horizontal abstehenden Dornen. Während des größten Teiles des Jahres ist die Pflanze blätter- und blütenlos. Erst in der Regenzeit bringt *Sarcocaulon* an Kurz- und Langtrieben Blätter und schöne rosarote Blüten hervor (Schmid 1932). Sobald die Blattspreiten abfallen, werden die stehengebliebenen Blattstiele zu kleinen Dornen umgewandelt und mit der Zeit durch mechanische Abnützung und Verwitterung immer dünner und kürzer, bis schließlich nur noch die schildförmige Basis übrigbleibt. Die ganze Pflanze ist von einem mit Harz durchtränkten Korkmantel umgeben, der angezündet lichterloh brennt. Diese Eigenschaft hat ihr den Namen „Buschmannskerze" eingebracht.

Schmid (1932) hat dieser Pflanze eine ausführliche Untersuchung gewidmet, so daß ich lediglich vorliegende Ergebnisse nachprüfen und in der Hauptsache bestätigen konnte. Das sehr vergängliche äquifaziale Blatt ist nicht sukkulent. Da es keine Bedeutung für die Wasserspeicherung hat, wird es bereits bei geringer Trockenheit abgeworfen. Auch die Sproßachse verfügt über kein eigentliches wasserspeicherndes Gewebe, denn fast unmittelbar unter dem peripheren Korkmantel der bis daumendicke Sprosse liegt ein stark verholzter Zentralzylinder. Nach Schmid soll das Gewebe zwischen Korkmantel und Zentralzylinder der Assimilation dienen, doch kann es diese Aufgabe nur in jungen Sproßteilen erfüllen, denn schon frühzeitig verdickt sich und verharzt der Korkmantel. Ich konnte hier keine Stomata mehr feststellen, so daß eine Assimilationstätigkeit auch unwahrscheinlich ist. Nähere Einzelheiten über die Anatomie und Entwicklungsgeschichte des interessanten harzdurchdrängten Korkmantels finden sich bei Schmid (1932, Taf. 3). Dieser bildet offenbar einen hermetischen Abschluß, so daß die Pflanze mit dem wenigen Wasser, das sie im holzigen Zentralzylinder speichern kann, lange Zeit ausreicht.

g) Sukkulente Mesembryanthemen.

Hierher gehören *Lithops Ruschiorum*, der auf Kalkfelsen der Rössingberge vorkommt, *Hereroa Bossii* von einem kalkhaltigen Felsstandort bei Wittport und *Conophytum saxetanum*, das bei Lüderitzbucht gefunden wurde. Sämtliche Formen sind extreme Blattsukkulente mit dekussiert stehenden Blättern. Im einzelnen ist aber die morphologisch-anatomische Ausbildung ziemlich verschieden. Die extremste Anpassung an trockene, sonnige Standorte zeigt *Lithops Ruschiorum*, mit dem wir beginnen wollen.

Der ganze Pflanzenkörper von *Lithops* wird etwa 4 cm groß und besteht aus zwei dickfleischigen Blättern, die fast vollkommen mit-

einander verwachsen sind und verkehrt kegelförmige Gestalt besitzen. Nur auf der Kuppe ist ein kleiner Spalt sichtbar. Durch diesen drängt sich das neue, um 90° gedrehte Blattpaar hervor, während die äußeren Blätter bald verwelken und dann als häutige Scheiden den jungen Trieb schützend umhüllen. Beim Laubwechsel sterben, in dem Maße wie das junge Blattpaar heranwächst, die älteren Blätter ab, d. h. Nährstoffe und Wasser werden in die neue Blattgeneration übergeführt. So ist die dauernde Zweiblättrigkeit dieser Pflanze zu verstehen. *Lithops* gehört zu den sogenannten „Fensterpflanzen", deren Pflanzenkörper vollkommen in die Erde versenkt ist. Nur die höchsten Kuppen der Blätter ragen aus dem Boden heraus. Diese haben bei *Lithops Ruschiorum* ein grauweiß-grünliches Aussehen mit dunkelbraunen Pünktchen. Die Seitenwände des kegelförmigen Pflänzchens sind lebhafter grün gefärbt.

Angaben über die Anatomie von *Mesembryanthemum*-Arten finden sich insbesondere bei Dannemann (1883), Brenner (1900), Metzler (1924), Schmucker (1931) und Reule (1937). Letzterer hat sich eingehend mit der Epidermisstruktur beschäftigt. Seine Feststellungen werden durch die folgenden Ausführungen in wesentlichen Punkten ergänzt.

Ein Medianschnitt durch das Blatt zeigt, daß sich das Assimilationsgewebe auf eine schmale Zone an den grün gefärbten Seitenwänden beschränkt (Fig. bei Marloth 1909 und Schmucker 1931). An der oberen Kuppe bleibt ein großes Fenster frei, unter dem glasklares, chlorophyllfreies Gewebe mit eingestreuten, großen, kugeligen, braunen Gerbstoffidioblasten liegt. Daneben finden sich vereinzelt unter der Epidermis der Fenster wasserhelle Parenchymzellen, die schwache Gerbstoffreaktion geben. Der zentrale Raum ist von einem dünnwandigen Wassergewebe erfüllt, das bis 1 mm große Wasserzellen (Dannemann 1883, Brenner 1910) mit leicht verkorkten Zellwänden einschließt. Die Blattgefäßbündel steigen zentral bis zu den Fenstern auf und laufen dann an der Grenze von Assimilations- und Wassergewebe wieder nach unten.

Bei dem jungen Blatt von Lithops, das noch geschützt von dem umhüllenden älteren Blattpaar allmählich heranwächst, sind die Oberhautzellen noch nicht mit allen Einrichtungen versehen, die die Pflanze vor starker Transpiration schützen sollen. Die stark vorgewölbten Epidermiszellen auf den Fenstern junger Blättchen sind mit einer ca. 2 μ dicken Kutikula überzogen, die in die Radialwände der Zellen keilförmig hineinragt. Auf dem Scheitel jeder Zelle ist eine kugel- bis linsenförmige, kutinisierte Verdickung zu beobachten, die bis 6 μ stark werden kann und in die Zellulosewand umgekehrt kuppelförmig eingreift (Fig. 11 *a* u. *c*). Die Zellulosewand ist schon ziemlich verdickt (6 μ) und zwar derart, daß das Lumen der Zelle ungefähr die Gestalt eines stumpfen Kegels hat. Die Oberhautzellen an den Seiten-

wänden des jungen Blattes verhalten sich etwas anders. Die Epidermis ist an diesen Stellen von einer dünnen Kutikula überzogen, deren mittlere Verdickung gegen die Flanken der Blattorgane immer flacher wird und schließlich vollständig verschwindet. Ebenso nimmt die Stärke und Länge der Kutinleisten zwischen den Radialwänden allmählich ab, zumal die Zellen ihre vorgewölbte Gestalt nach und nach verlieren und eben werden. Auch die Verdickung der Zellulosemembran läßt nach. Gelangen nun die Blättchen durch ihr Wachstum an das direkte Sonnenlicht, so werden die Schutzeinrichtungen verstärkt. Die Zellwände der Epidermiszellen auf den Fenstern werden außerordentlich verdickt, außerdem wird ein großer Teil der Zellulosewand kutinisiert. Wir können somit deutlich drei Schichten von verschiedener Struktur und Mächtigkeit unterscheiden. Erstens eine dünne eigentliche Kutikula, dann eine stark entwickelte (bis 15 μ) kutinisierte Wandschicht und schließlich noch eine bis 13 μ dicke, reine Zelluloseschicht. Die Außenwand hat sich dabei im Vergleich zum jungen Blatt um etwa das doppelte verstärkt. Außerdem wird die Zellulosemembran mit vielen kleinen Oxalatkriställchen inkrustiert. Ferner hat sich die Gestalt der Zelle selbst verändert. Waren beim jungen Blatt die einzelnen Zellen auf den Fenstern deutlich vorgewölbt, so sind diese jetzt mehr oder weniger abgeflacht, so daß die Epidermis fast eben erscheint (Fig. 11 *b*). Nur flache Einbuchtungen deuten die ehemalige Form an. Auch die Kutikula mit ihrer zentralen, linsenförmigen Verdickung ist fast ausgeglichen; der Pfropfen ist kaum mehr sichtbar. Ebenso sind die kutinisierten Leisten, die in die Radialwände hineinragen, kaum noch zu erkennen. Was die Epidermiszellen an den Flanken der Blätter anbelangt, so haben auch diese eine Veränderung erfahren. Sie sind beim erwachsenen Blatt deutlich gewölbt. Ihre Kutikula und Zellulosemembran sind wohl etwas dicker geworden, aber eine Einlagerung von Oxalatkriställchen fand nicht statt.

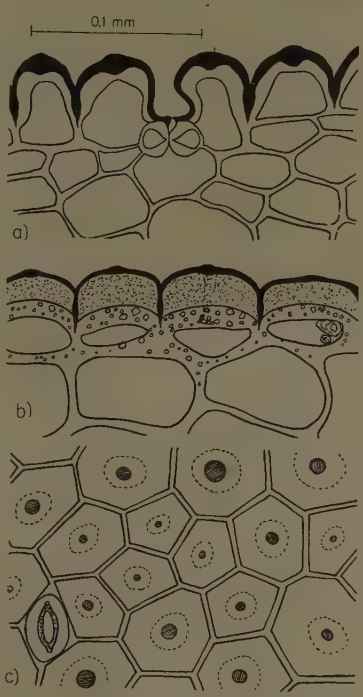


Fig. 11. *Lithops Ruschiorum: a*) junge Epidermis mit verdickter Zellulosewand und Kutikula, *b*) alte Epidermis; die Zellulosewand ist mit Kristallen inkrustiert; punktiert = kutinisierte Wandschicht, *c*) junge Epidermis der „Fensterkuppe" mit Spaltöffnung. In der Mitte jeder Zelle ist die kugelförmige Verdickung der Kutikula zu erkennen.

Die nur in geringer Zahl vorhandenen Stomata sind eingesenkt und von einem kutinisierten Wulst überdeckt. Die Spalten befinden sich hauptsächlich an den chlorophyllhaltigen Seitenwänden, doch wurden auch Stomata in sehr geringer Zahl auf den eigentlichen Fenstern fest-

gestellt. Ihre Anwesenheit auf der Kuppe der Blätter wird von den Autoren bald bejaht (Marloth 1909), bald verneint (Schmucker 1931).

Conophytum saxetanum besteht aus kleinen, erbsengroßen Körperchen, die meist zu vielen hundert Exemplaren ein flach gewölbtes Polster bilden. Durch die vielen abgestorbenen Blätter erscheint die Farbe der Polster grau bis gelblich-weiß. Der Laubwechsel findet in derselben Weise wie bei *Lithops* statt. In jungem Zustand sind die Körperchen grün, nehmen aber bald eine rote Färbung an, weshalb die Pflanze in SW-Afrika auch „Weintraube" genannt wird (Boß 1935). Die Exemplare, die mir zur Verfügung standen, waren alle grün und von einer gelblich-weißen Scheide abgestorbener Blätter umhüllt. Eine äußere Rotfärbung konnte nicht beobachtet werden. Bei genauerer Betrachtung eines Körperchens fällt die quer über die obere Kuppe laufende Rinne auf, die den Spalt andeutet, der die beiden fast vollkommen miteinander verwachsenen Blätter voneinander trennt. Ein eigentliches Fenster wie bei *Lithops* ist hier nicht ausgebildet.

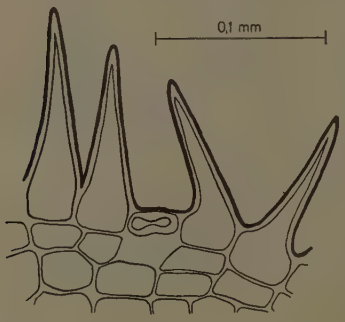


Fig. 12. *Conophytum saxetanum*. Epidermis mit Papillen (am Spalteneingang der zusammengewachsenen Blätter).

Das Assimilationsgewebe unterlagert hier allseits die Epidermis. Das Innere der Pflänzchen wird von dünnwandigen wasserspeichernden Zellen eingenommen.

Die Oberhaut besteht aus schwach vorgewölbten, polygonalen Zellen. Nur auf den kleinen, schrägen Feldern zwischen Kuppe und Trennungsspalt der Blätter wölben sich die Epidermiszellen spitzkegelförmig nach außen und bilden hornartige Papillen (Fig. 12). Die Kutikula und die mit Kristallsand inkrustierte äußere Zellulosewand sind kaum verdickt. Die Stomata erscheinen nur im Bereich der spitzen Papillen durch die Vorwölbung der Nachbarzellen eingesenkt. Sie sind über die Oberfläche des Pflanzenkörpers verschieden verteilt. Auf den kleinen, mit Papillen besetzten Flächen ist ihre Zahl am größten (27 pro mm^2), auf der Kuppe und im obersten Drittel der Seitenwände schon wesentlich geringer (12 pro mm^2) und nimmt nach der Basis zu immer mehr ab. Das unterste Drittel ist frei von Stomata.

Hereroa Bossii bildet an gestauchter Achse in dekussierter Stellung bis 12 cm lange, dunkelgrüne, schmale, fleischige Blätter. Diese Art

gehört also nicht mehr zu den sphäroiden Mesembryanthemen wie die vorigen. Auf den Blättern ist eine eigenartige melierte Zeichnung, hervorgerufen durch hell- bis dunkelbraune Pünktchen, sichtbar.

Das Blatt besitzt eine periphere, chlorophyllführende Schicht und ein umfangreiches, zentrales Wassergewebe. Wir finden ein großes zentrales Leitbündel, daneben an der inneren Grenze des Assimilationsgewebes einen Ring kleinerer Gefäßstränge.

Die mit bloßem Auge wahrnehmbare Punktierung der Blätter ist auf riesige Gerbstoffidioblasten, die unmittelbar unter der Epidermis liegen, zurückzuführen. Besonders deutlich treten diese bei einem Querschnitt durch das Organ hervor (Fig. 13*a*).

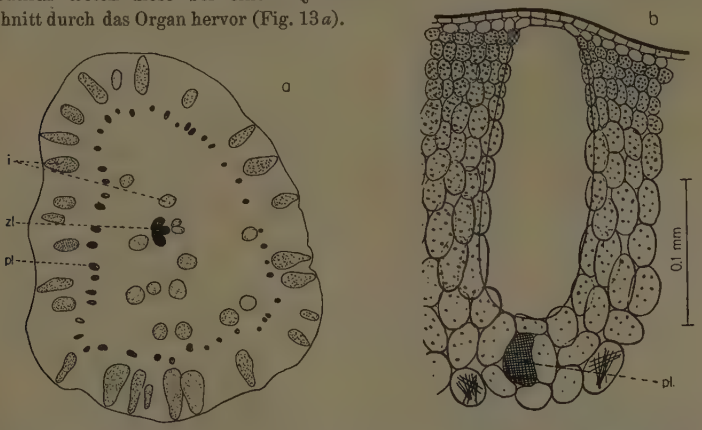


Fig. 13. *Hereroa Bossii: a*) Blattquerschnitt, i (punktiert) = Gerbstoffidioblasten, *b*) einer davon stärker vergrößert; pl = periphere, zl = zentrales Leitbündel.

Ihre Länge beträgt bis 300 μ und ihre Breite bis 120 μ. Die Gestalt der peripher gelegenen Idioblasten ist oval oder birnenförmig, diejenigen im zentralen Teil des Blattes sind mehr kugelig. Der Zellinhalt ist gelb bis rotbraun und färbt sich mit Eisenchlorid dunkel. Außer den Gerbstoffzellen liegen im Wassergewebe und vereinzelt auch im Assimilationsmantel wenige leicht verkorkte, große Zellen, die von Raphiden aus Kalziumoxalat erfüllt sind. Auch bei *Lithops* und *Conophytum* finden sich reichlich Kristallzellen im Assimilations- und im Wassergewebe. In besonders großer Zahl füllen sie hier die jungen noch nicht ans Tageslicht getretenen Blätter.

Die Epidermis von *Hereroa Bossii* ist eben und ziemlich kleinzellig. Die Außenwände bestehen aus einer verdickten, granulierten Zellulosemembran, überlagert von einer ziemlich dünnen Kutikula. Die Stomata sind auch hier nicht versenkt. Einen Überblick über den Bau der Epidermiswände und des Spaltenapparates der besprochenen Mesembryanthemen vermittelt Tab. 4.

Tabelle 4. Ausbildung der Epidermis, Spaltenzahl und Spaltengröße der sukkulenten Mesembryanthemen.

	Dicke der Kutikularschicht (μ)	Dicke der äußeren Zellulosewand (μ)	Spaltöffnungen	
			Zahl pro mm²	Größe (Länge × Breite μ)
Lithops Ruschiorum ...	15 (6 jung)	8—12 (6 jung)	3—15	32×18
Conophytum saxetanum	1,5	2	3—6	20×11
Hereroa Bossii	2,5	6	23	33×14

Mit den Lichtverhältnissen in den Blättern sphäroider Mesembryanthemen haben sich Schmucker (1931) und Schanderl (1935) beschäftigt. Der letztere unterscheidet neben den „Großfenstern", wie sie z. B. bei *Lithops* vorkommen, noch die „Miniaturfenster", die durch die riesigen Gerbstoffidioblasten gebildet werden, wie wir sie z. B. bei *Hereroa Bossii* eben beschrieben haben (vgl. Fig. 13 *b*). Diese Idioblasten sollen nach Schanderl die Funktion von Lichtschächten haben, die das Licht in das Innere des Blattes leiten. Allerdings wird man diese Funktion von vornherein auf die peripher liegenden Gerbstoffidioblasten beschränken müssen, da die inneren von chlorophyllfreien Zellen umgeben sind. Es ist auffallend, daß dort, wo die peripheren Idioblasten nicht unmittelbar an die Epidermis stoßen, sondern durch zwei bis drei Zellagen von ihr getrennt sind, diese Zellen immer farblos und chlorophyllfrei sind. Trotzdem spricht gegen die Funktion der Idioblasten als Lichtschächte die Verteilung des Chlorophyllgewebes. Die chlorophyllhaltigen Zellen reichen in der Nähe dieser Idioblasten durchaus nicht tiefer in das Blattinnere, und am Innenende der Idioblasten sind die benachbarten Zellen genau so chlorophyllarm wie auch sonst in derselben Entfernung von der Epidermis. Aus Fig. 13 *b* ist das klar zu erkennen.

2. Pflanzen der ebenen Flächen der äußeren Namib.

Während der Boden an den Felsstandorten höchstens nur in geringem Maße salzhaltig ist, handelt es sich bei den ebenen Flächen der äußeren Namib um typische Halophytenstandorte. Allerdings muß erwähnt werden, daß unter den Sukkulenten der Felsstandorte die Mesembryanthemen schon als durchaus halophil zu bezeichnen sind. Schon in der Namibarbeit hat Walter (1936) darauf hingewiesen (S. 132). Die noch nicht veröffentlichten Befunde Walters in der „Upper Karru" bei Fauresmith haben diese Ansicht vollauf bestätigt. Die osmotischen Werte der Mesembryanthemen liegen stets um einen gewissen Betrag höher als die Werte der übrigen am gleichen, nicht halophytischen

Standort wachsenden Sukkulenten. Die chemische Untersuchung der Zellsäfte hat ergeben, daß diese Unterschiede der osmotischen Werte auf die Chloridspeicherung im Zellsaft der Mesembryanthemen zurückzuführen sind. Sie speichern die Chloride auch dort, wo sie nur in Spuren im Boden zu finden sind, eine Eigenschaft, die für Halophyten besonders typisch ist.

Es ist deshalb nicht verwunderlich, daß auf den ebenen Flächen der äußeren Namib die Mesembryanthemen stark überwiegen. Von diesen wurde die charakteristische Art *Mesembryanthemum salicornioides* anatomisch genauer untersucht. Diese Art trat nach dem guten Regenjahr 1934 in großer Zahl auf. Sie war nach den Angaben von Walter auch 1938 noch reichlich vorhanden, und zwar handelte es sich wohl um die gleichen Individuen, die 1934 gekeimt waren und so viele Jahre durchhielten, weil es 1936/37 wieder etwas in der Namib geregnet hat. Sie waren bis 1938 teilweise zu Polstern von über 1 m Durchmesser herangewachsen. Die in dem starken Regenjahr 1934 ebenfalls massenhaft aufgetretene Aizoacee *Hydrodoa Bossii* war im Gegensatz dazu 1938 bereits meist tot.

Mesembryanthemum salicornioides baut sich aus etwa 1 cm langen, fleischigen, abgeschnürten Stengelgliedern, die ungefähr die Dicke eines Bleistiftes erreichen, auf. Die kleinen, drehrunden Blättchen sind ebenfalls sukkulent, welken aber bei Trockenheit des Bodens bald und fallen ab (Fig. 14). Stengelglieder und Blätter sind mit kleinen Blasen bedeckt, die mit einer glasklaren, salzhaltigen Flüssigkeit gefüllt sind. Pflanzen, die von der Sonne bestrahlt werden, erwecken den

Fig. 14. *Mesembryanthemum salicornioides*, Sproßstück mit verdorrten Blättern.

Fig. 15. *Mesembryanthemum salicornioides*, Epidermisblasen in der Aufsicht (vergrößert).

Eindruck, als seien sie über und über mit glitzernden Kriställchen besät. Die basalen Stengelglieder sind meist dünn und kollabiert, da hier das Gewebe bis auf den Zentralzylinder abgestorben ist. Lediglich in den jungen, oberen Sproßteilen ist das periphere Wassergewebe noch funktionsfähig.

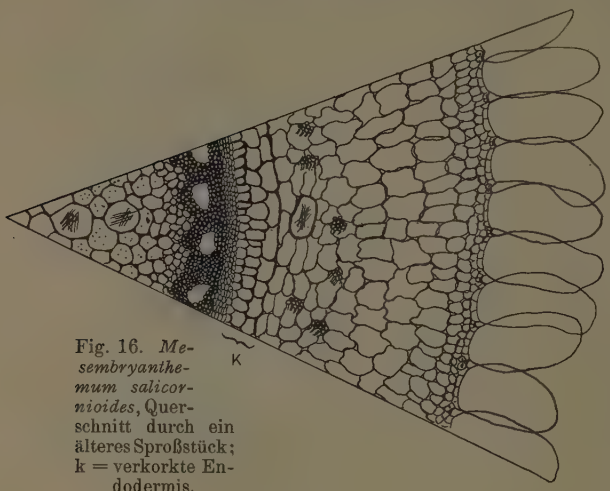


Fig. 16. *Mesembryanthemum salicornioides*, Querschnitt durch ein älteres Sproßstück; k = verkorkte Endodermis.

Querschnitte durch das zentrisch gebaute, sukkulente Blatt oder durch den Sproß lassen erkennen, daß die Blasen nichts anderes als riesige Epidermiszellen darstellen, die sich über mehrere darunterliegende Zellen legen (Fig. 16 u. 17). Ähnliche Epidermisblasen finden sich auch bei anderen Mesembryanthemen (vgl. Volkens 1887, Taf. XIII, 4—5; Dinter 1928; Reule 1937). Sie sind bei *M. salicornioides* in der Aufsicht oval bis rund und erreichen einen Durchmesser von 1 mm (Fig. 15 u. 18). Die Epidermisblasen auf den Sproßgliedern sind etwas kleiner (ca. 200—300 μ) als auf den Blättern, aber stärker vorgewölbt, so daß die Zellen höher als breit erscheinen. Makroskopisch betrachtet stoßen die Zellen dicht aneinander. Sie lassen jedoch ganz schmale Zwischenräume frei, die wie Schächte hinunter zu den gerade in diesen Lücken liegenden Spaltöffnungen führen. Die

Fig. 17. *Mesembryanthemum salicornioides*, Epidermisblasen (Blattquerschnitt).

in geringer Zahl vorhandenen Stomata (54 pro mm²) sind verhältnismäßig klein und besitzen winzige, kutinisierte Vor- und Hinterhofleisten. Die nicht zu Blasen ausgebildeten Epidermiszellen erscheinen im Querschnittsbild fächerförmig um die Lücke angeordnet. Ihre Außenwände sind von einer Kutikula überzogen, die sich hauchdünn über die großen Blasen weiterzieht (Fig. 17).

Fig. 18. *Mesembryanthemum salicornioides*, Epidermisblasen und Spaltöffnungen von innen gesehen.

Die primäre Rinde des Sprosses (Fig. 16) besteht aus dünnwandigen Zellen, die zum Rande zu klein und rundlich werden und der Assimilation dienen. Die weiter innen liegenden, chlorophyllfreien Elemente sind größer und funktionieren als Wasserspeicher. Der Zentralzylinder wird von dem äußeren Wassergewebe durch eine Endodermis getrennt, die frühzeitig verkorkt. Jedoch scheinen die verkorkten Zellen trotzdem noch zum Wachstum befähigt zu sein, denn in älteren Sproßgliedern sind die Endodermiszellen bedeutend größer als in jüngeren (Fig. 19 *a* u. *b*). Eine Verstärkung erfährt die Scheide durch später hinzukommende Korkzellen, die aus einem Korkkambium entstehen, das unter der Endodermis sich bildet. Sobald die Pflanze unter

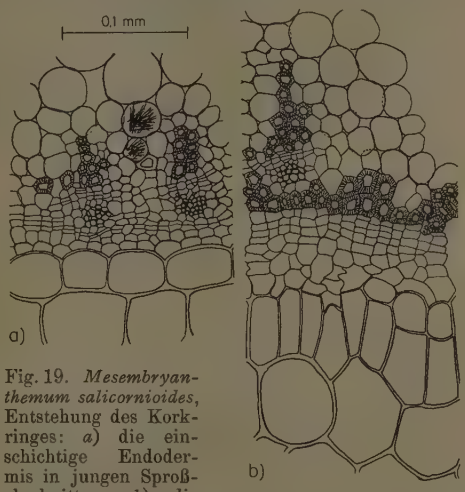


Fig. 19. *Mesembryanthemum salicornioides*, Entstehung des Korkringes: *a*) die einschichtige Endodermis in jungen Sproßabschnitten, *b*) die Endodermis in älteren Sproßgliedern ist durch verkorktes Gewebe verstärkt worden; auch die Größe der Zellen hat zugenommen (beide Figuren dieselbe Vergr.).

Wassermangel leidet, wird den älteren Stengelgliedern Wasser aus der primären Rinde zugunsten der jüngeren Teile entzogen. Die Rinde stirbt ab. Es bleibt nur der vom Korkmantel umhüllte Zentralzylinder erhalten.

Innerhalb der Endodermis liegen die kollateralen, zu einem Ring angeordneten Leitbündel. Je älter der Sproßabschnitt wird, um so mehr verholzt das dazwischen liegende Gewebe, bis sich schließlich ein breiter fester Holzring gebildet hat. Das Mark, das anfänglich aus großmaschigen, lockeren Zellen besteht, erfährt allmählich eine Veränderung. In älteren Stengelabschnitten beginnen die Markzellen, die an den Holzring grenzen, ihre Zellwand zu verdicken und mit zahlreichen Tüpfeln zu versehen, während die zentral liegenden Elemente ungetüpfelt und zartwandig bleiben.

Mesembryanthemum salicornioides ist ein typischer Halophyt. In Kultur entwickelt sich die Pflanze nur dann normal, wenn man dem Boden Kochsalz zuführt und sie viel Sonne hat. Sonst entwickeln sich geile, schlaffe, beblätterte Sprosse, die nach dem Abschneiden sofort welken, während doch die Pflanze in der Namib die extremsten Standorte besiedelt (vgl. Walter 1936).

3. Pflanzen der brackigen Riviere der äußeren Namib.

Auch hier kommen Mesembryanthemen und verwandte Arten vor. Daneben treten aber in besonders großer Individuenzahl Zygophyllaceen und Chenopodiaceen auf. Die ebenfalls zahlreich vorkommenden anderen Arten (Amaranthaceen, Tamarix, Gramineen) sind im Gegensatz zu den ersteren wenig oder gar nicht sukkulent.

a) *Cryophytum Barkleyanum.*

Wir beginnen die Besprechung mit dieser Aizoacee, da sie im Bau der Blätter mit *Mesembryanthemum salicornioides* viel gemeinsames hat, denn die großen, breitflächigen, saftreichen Blätter sind ebenfalls mit großen Epidermisblasen bedeckt (Fig. 20), die im Querschnitt im Gegensatz zur vorigen Art breiter als hoch erscheinen. Diese Blasen besitzen einen Durchmesser von 1,2—2 mm und sind mit einer salzhaltigen Flüssigkeit erfüllt. Bei einiger Geschicklichkeit gelingt es mit einer Kapillare Zellsaft aus ihnen zu gewinnen. Nach der Stärke des Niederschlags mit $AgNO_3$ zu schließen, enthält die Flüssigkeit eine höhere Salzkonzentration als das zentrale Wassergewebe. Für eine quantitative Bestimmung des Salzgehaltes konnte leider nicht genügend Zellsaft erhalten werden. Die Stomata liegen auch bei dieser Pflanze in den Lücken zwischen den Blasen. Die Kutikula ist hauchdünn oder überhaupt nicht erkennbar.

Der Blattbau ist zentrisch. Unter der Epidermis liegt auf beiden Seiten ein chlorophyllhaltiges, dünnwandiges Gewebe, das außer der Assimilation auch der Wasserspeicherung dient. Der innerste Teil des Blattes, in dem die kollateralen Leitbündel liegen, besteht aus großmaschigen, dünnwandigen Zellen mit viel Interzellularen.

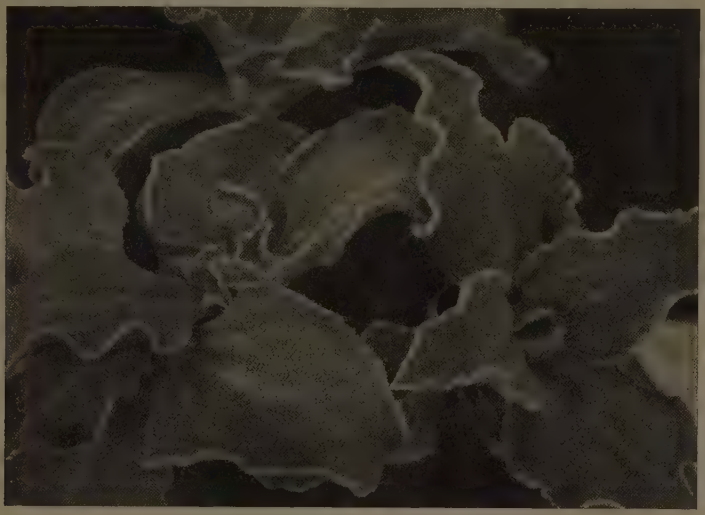


Fig. 20. *Cryophytum Barkleyanum*, Habitus.

Die Pflanze ist viel weniger dürreresistent als das nahe verwandte *M. salicornioides* und kennzeichnet sich schon durch seine breiten Blätter mit großer Oberflächenentwicklung als Bewohnerin relativ feuchter Standorte.

b) *Zygophyllum Stapffii (Zygophyllaceae).*

Der $^1/_2$—1 m hohe Strauch kann eine beträchtliche Flächenausdehnung erreichen. Seine talergroßen, fleischigen Blätter (daher „Talerpflanze") stehen paarig dicht am Stengel. Bei starker Sonnenstrahlung stellt die Pflanze ihre Blätter parallel zur Einstrahlungsrichtung. Herrscht Wassermangel, so fallen sie ab und erst bei genügender Wasserzufuhr werden neue nachgebildet.

Das Grundgewebe des zentrisch gebauten, sukkulenten Blattes besteht aus großmaschigen, dünnwandigen, meist länglichen Zellen, die gleichzeitig der Assimilation und der Wasserspeicherung dienen. Die

Leitbündel liegen zentral im Blatt. Die Außenwände der großen Epidermiszellen sind verdickt, die anschließende Kutikula ist aber sehr dünn. Die nicht eingesenkten Stomata liegen in spärlicher Zahl (9 pro mm^2) auf beiden Blattseiten.

Ein Querschnitt durch die Sproßachse zeigt einen geschlossenen Holzring, ein zentrales kleinzelliges Mark und isolierte Sklerenchymfasergruppen an der Grenze von Siebteil und Rinde. Diese ist bei jungen Sprossen saftig und chlorophyllführend. Die Spaltöffnungen stimmen im Bau mit denen der Blätter überein und sind ebenfalls sehr spärlich.

c) Halophile Chenopodiaceen.

In den brackigen Rivieren kommen zwei typische sukkulente Halophyten vor, die trotz ihrer reduzierten Blattorgane an größere Feuchtigkeit gebunden sind. Genau wie bei *Salicornia* und verwandten Formen sind hier die sukkulenten Sprosse mit den stark verkleinerten Blattorganen Familienmerkmal, das keine Beziehungen zu besonderer Dürreresistenz besitzt.

Arthrocnemum glaucum bildet bis 25 cm hohe, breite, niederliegende, grüne Büsche aus Sprossen mit stielrunden, saftigen Internodien. Die Blätter sind so stark rückgebildet, daß sie nur noch als seitliche Höcker an den Knoten in Erscheinung treten. Die zweite Form *Salsola* cf. *Zeyheri*, ist im Gegensatz zu *Arthrocnemum* nur noch wenig sukkulent zu nennen und leitet über zu den folgenden nicht sukkulenten Halophyten. *Salsola* ist ein meist kleiner, oft krüppelhafter Strauch mit schuppenartigen Blättchen, die an den Sproßenden dachziegelartig übereinander liegen. Durch die starke Behaarung, der nach außen gekehrten Blattseiten, der morphologischen Unterseiten, erscheinen die Sproßköpfe wie silbergraue Kätzchen.

Bei beiden Formen zeigt der Stengelquerschnitt das für Chenopodiaceen typische Bild mit unregelmäßiger Anordnung der Gefäßbündel, die nicht selten scheinbar markständig sind. In älteren Sprossen finden wir einen geschlossenen Holzring und einen durch Absterben des Markgewebes entstandenen Hohlzylinder. Zwischen primärer Rinde und Zentralzylinder schiebt sich eine ca. 2—3zellige Ringzone verkorkter Zellen ein, der sich bei *Salsola* nach außen ein Perizykel aus Sklerenchymfasern anschließt. Das Rindengewebe dient als Wasserspeicher und ist bei *Arthrocnemum* viel stärker entwickelt als bei *Salsola* (Fig. 21 *a* u. *b*). Bei ersterer dient es in seinem äußeren Teil auch der Assimilation. Baumgärtel (1907) hat die anatomischen Verhältnisse von *Arthrocnemum* eingehend untersucht. Auch Georghieff (1887, Taf. V) bildet Stengelquerschnitte verschiedener Chenopodiaceen ab.

Wie *M. salicornioides* haben die beiden Chenopodiaceen einen aus einem Phellogen hervorgehenden Korkring zwischen wasserspeichernder

Rinde und Zentralzylinder, das nach Entleerung der Wasserspeicher bei Dürre als Abschlußgewebe funktioniert und die inneren Teile der Achse vor Austrocknung schützt. An älteren Sproßteilen ist dies eine regelmäßige Erscheinung, die mit der allgemeinen Entwicklung der Pflanzen zusammenhängt. Doch dürfte dadurch wohl auch vorübergehende größere Trockenheit überdauert werden, indem den basalen Sproßteilen das Wasser zugunsten der apikalen entzogen wird.

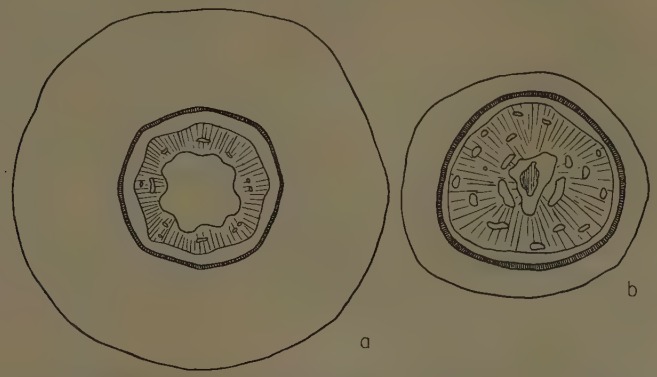


Fig. 21. Sproßquerschnitte von Chenopodiaceen: *a*) *Arthrocnemum glaucum*, *b*) *Salsola Zeyheri*. Das Verhältnis von peripherem Wassergewebe und Holzkörper ist deutlich erkennbar. Der Zentralzylinder schließt mit einer verkorkten Endodermis ab.

Was den Blattbau von *Salsola Zeyheri* (Fig. 22*a*) anbelangt, so ist die Epidermis der Blattoberseite frei von Haaren. Die Zellen sind eben, sehr dickwandig und auffallend englumig. Die subepidermale Schicht ist ebenfalls stark verdickt und außerdem von kleinen Einzelkristallen erfüllt. Demgegenüber sind die Hypodermzellen der Blattunterseite weitlumiger und dünnwandiger und enthalten Kristalldrusen (Fig. 22*b*). Dem Hypoderm schließt sich auf der äußeren unteren Blattseite ein einschichtiges Palisadengewebe an.

Eine Zellreihe aus kleinen, quadratischen Zellen, die durch ihren dunklen Inhalt auffallen, grenzt das chlorophyllreiche Gewebe vom zentralen Wassergewebe ab. Volkens (1887) bezeichnet eine entsprechende Gewebebildung in im übrigen abweichend gebauten Blättern verwandter Chenopodiaceen als „Sammelzellen", ohne über ihre mutmaßliche Funktion etwas anzugeben. Die peripheren Zellen des Wassergewebes enthalten auf der äußeren Blattseite große Kalziumoxalatdrusen. Im Innern befindet sich, von einem Korkring umschlossen, das einzige Leitbündel. In seiner Nähe sind häufig Speichertracheiden zu beobachten. Entlang dem Palisadengewebe liegen langgestreckte, verästelte Spikularzellen.

Die kleinen nicht eingesenkten Stomata sind auf die nach außen gekehrte Blattunterseite beschränkt (die Sprosse besitzen keine Spalten) und werden von den langen Haaren, die meist alle in der gleichen Richtung angeordnet sind, überdeckt. Die Basalzelle der dickwandigen, englumigen Trichome sitzt auf einer vorgewölbten Epidermiszelle auf (Fig. 22 b). Junge Sprosse haben ebenfalls ein Haarkleid, das aber wie auf den Blättchen mit zunehmendem Alter abgerieben wird, so daß nur noch die Basalteile der Haare übrigbleiben. *Arthrocnemum* ist dagegen ganz unbehaart und besitzt ziemlich viele (81 pro mm²) quer orientierte nicht versenkte Stomata auf den assimilierenden Achsen.

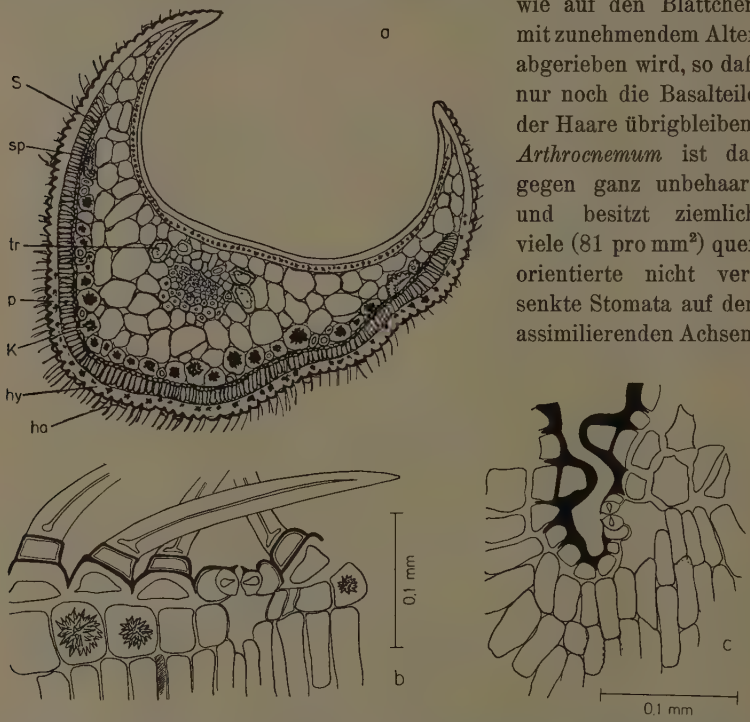


Fig. 22. *a*) *Salsola Zeyheri*, Blattquerschnitt, p = Palisaden, tr = Speichertracheiden, sp = Spikularzellen, S = Sammelzellen, hy = Hypoderm, k = Kristalldrusen, ha = Basalteile der Haare; *b*) *Salsola Zeyheri*, Epidermis der Blattunterseite; *c*) *Arthraerua Leubnitziae*, Spaltöffnung.

Salsola erweist sich neben ihrem geringeren Wasserspeicher auch durch ihr Haarkleid und die verstärkte Epidermis (Tab. 5) als Übergangsform zu den xeromorphen Gewächsen. Die Kutikula ist auf der Blattoberseite 8 µ, auf der Unterseite 6 µ dick, die Zelluloseaußenwand 2,5 µ. Bei *Arthrocnemum* mißt letztere nur 1,2 µ, die Kutikula 4,5 µ, was mehr dem Sukkulententypus entspricht.

d) *Arthraerua Leubnitziae (Amaranthaceae).*

Arthraerua ist ein Halophyt, der nicht mehr eigentlich sukkulent ist, wenngleich er noch über geringe Wasserspeicher verfügt, die in dem eigenartig gebauten Zentralzylinder und im Assimilationsmantel zu suchen sind. Die Pflanze bildet einen stark verzweigten Halbstrauch von 30—60 cm Höhe mit bleistift- bis armdicken gerieften Sprossen aus kurzen Internodien mit gegenständigen zu kleinen Stacheln ausgezogenen vergänglichen Blättern.

Über die Anatomie der Amaranthaceen hat sich Schmid (1928) ausführlich geäußert. Walter (1936, Fig. 28) gibt eine Abbildung vom Bau der Achse von *Arthraerua*. Auf dem Querschnitt durch den Sproß fällt zunächst die für Amaranthaceen typische anormale Verteilung der Leitbündel im Zentralzylinder auf. Diese wird durch ein vom Normalfall abweichendes Dickenwachstum hervorgerufen, das bei Schmid (1928) ausführlich besprochen ist. Bei *Arthraerua* sind die sekundär entstandenen Xylemteile sehr schwach ausgebildet; markständige Leitbündel fehlen. Das Zwischengewebe des Zentralzylinders verdickt sich und zeigt eine einfache schiefe Tüpfelung. Nach außen schließt sich ein schmaler Mantel chlorophyllführender Palisadenzellen, die in 3—4 Schichten übereinander stehen, an. Den Abschluß nach außen bilden die eigenartigen vorspringenden Rippen mit tief einschneidenden Furchen. Die Rippen selbst werden von typischem Eckenkollenchym gebildet und sind frei von Blattfarbstoff.

Die Epidermis der Stengelabschnitte ist flach bis leicht papillös. Nur einige in den engen, tiefen Furchen liegende Zellen sind weit vorgewölbt und greifen zahnartig ineinander (Fig. 22*c*). Die Außenwand der Oberhautzellen ist meist durch und durch kutinisiert, selten ist eine dünne Membran aus Zellulose wahrnehmbar. Die ziemlich dicke Kutikularschicht (8,4—12 μ) greift keilförmig tief in die Radialwände der Epidermiszellen ein. Die Spaltöffnungen liegen nur in der Tiefe der Furchen. Einen besonderen Schutz wie kutinisierte Vorhofleisten besitzen sie nicht. Die Zahl der Stomata war bei ihrer eigenartigen Lage in den tiefen Rinnen nicht feststellbar. Durch Sekundärfaltung, welche die Wände der Rinnen gewissermaßen durch die vorspringenden Epidermiszellen erfahren, wird der Abschluß der Spalten von der Außenwelt noch vervollkommnet.

e) *Tamarix Engleri* Arendt *(Tamaricaceae).*

Diese Charakterpflanze der brackigen Riviere bildet bis 1,5 m hohe Sträucher mit kleinen, schuppenförmigen Blättchen, die mit breiter Basis am Stengel angeheftet sind. Bei Trockenheit erscheint die Pflanze silbergrau und glitzernd durch die Ausscheidungen der Salzdrüsen. Die Blüten sind rosa bis zartviolett.

Der Stengelquerschnitt von *Tamarix Engleri* zeigt den gleichen eigenartigen Bau, wie ihn Brunner (1908) für *Tamarix*-Arten mit breit ansitzenden Blättchen beschreibt. Ein 1—2schichtiges Korkgewebe trennt beiderseits der Achse eine je nach der Lage des Schnittes verschieden großes Stück der Rinde zum Teil mit einem Leitbündel vom Hauptteil des Sprosses ab (Fig. 23). Diese abgeschnürten Achsenteile gehen nach oben jeweils in ein Blättchen über und beginnen dann von neuem, daher ihr mit der Sproßhöhe dauernd wechselndes Aussehen. Die Rindenschicht ist als Assimilationsgewebe ausgebildet, das sich in gleicher Weise auch auf die abgeschnürten Teile erstreckt. Hier kommen auch Speichertracheiden vor, die dem zentralen Sproßteil fehlen. Im Bereich der abschnürenden Korkschicht fehlen die Palisadenzellen. Die Leitbündel sind pentarch angelegt und werden von großen sichelförmigen Sklerenchymbelägen über den Siebteilen begleitet, der auch den Leitbündeln in den abgetrennten Sproßteilen nicht fehlt. Die winzigen Blättchen sind ganz ähnlich gebaut wie die abgeschnürten Gewebepartien (vgl. Volkens 1887, Taf. V, 8—9).

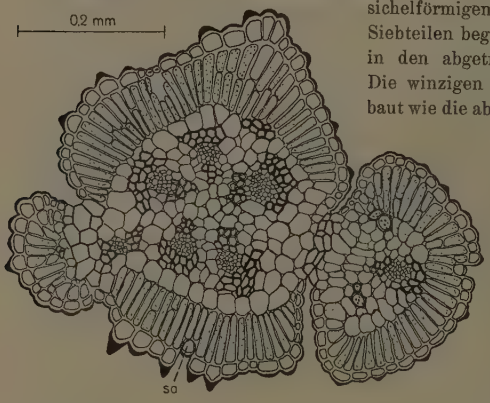


Fig. 23. *Tamarix Engleri*, Sproßquerschnitt mit zwei abgeschnürten und durch Korkgewebe getrennten Gewebepartien (ansitzende Blätter) sa = Salzdrüse.

Sprosse und Blättchen sind von einer einschichtigen, ebenen bis stark vorgewölbten Epidermis bedeckt (Fig. 23). Manche Zellen tragen stark kutinisierte, papillöse Fortsätze, während die Zellulosemembran selbst dünn und kaum vorgewölbt ist. Neben spärlichen Stomata finden sich eingesenkte, zweizellige, salzabscheidende Drüsen. Die in Seitenansicht kugeligen oder verkehrt kegelförmigen Drüsenzellen sind von einer dünnen Kutikula überzogen, die nach Brunner fein perforiert ist. Bei tiefliegenden Drüsen füllen die ausgeschiedenen Salzmassen oft den ganzen Vorraum aus.

f) *Sporobolus pungens (Gramineae).*

Dieses Gras ist ebenfalls ein nicht sukkulenter absalzender Halophyt der brackigen Riviere. Die etwa 12 cm lang werdenden Blätter rollen sich bei Wassermangel ein, wie wir es bei vielen xeromorphen Gräsern finden. Die Oberseite des unten breiten nach oben spitz zulaufenden Blattes ist gerippt, die Unterseite ganz glatt (Fig. 24 *a*).

Die Epidermis der ebenen Blattunterseite ist etwas verstärkt (Zellulosewand 5 μ, Kutikula 2—3 μ), dagegen besitzt die gerippte Ober-

seite nur wenig verdickte und schwach kutinisierte papillöse Epidermiszellen (Fig. 24*b*). In den Furchen liegen die nicht eingesenkten, durch die papillösen Vorwölbungen der Nachbarzellen vertieft erscheinenden Stomata. Außerdem kommen auch auf der ebenen Blattunterseite an Stellen, wo das Assimilationsgewebe bis an die Epidermis reicht, Spalten in ziemlicher Zahl vor (77 mm²). Die in der Regel an den Seiten der Blattrippen angeordneten Salzdrüsen bestehen aus einer epidermalen, schwach kutinisierten und einer weiteren darunter liegenden großen schon halb in das Assimilationsgewebe eingebetteten Zelle.

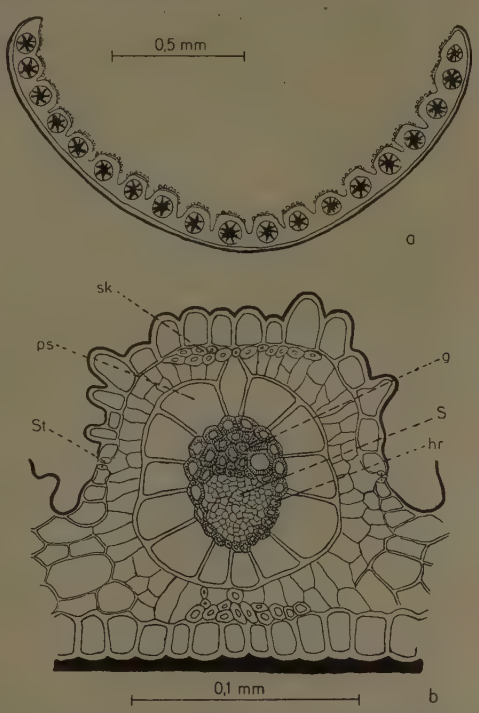


Fig. 24. *Sporobolus pungens*, *a*) Blattquerschnitt, Übersichtsbild; *b*) Blattquerschnitt, einzelne Rippe; st = Spaltöffnung, ps = Parenchymscheide, sk = Sklerenchymfasern, g = Gefäßteil, s = Siebteil, hr = Ring aus verholzten Zellen.

In jeder Blattrippe verläuft ein Leitbündel, das auf der Ober- und Unterseite von einem starken Sklerenchymfaserstrang begleitet wird und in Assimilationsgewebe eingehüllt ist, wie auch Volkens (1887, Taf. XVIII, 5) und Holm (1902) für andere *Sporobolus*-Arten angeben. Ein aus kleinen, verholzten, dicht aneinanderschließenden Zellen bestehender Ring umgibt die Leitbündel. In der Regel besitzen nur die kräftigeren Nerven diese verholzte Scheide, während bei den schwächeren Leitbündeln unverholzte Zellen an die sich nach außen anschließende großzellige, bereits Chlorophyll führende Parenchymscheide grenzen.

Betrachten wir die Ausbildung von Epidermis und Spalten bei allen hier besprochenen Arten der brackigen Riviere der äußeren Namib zusammenfassend (Tab. 5), so können wir zunächst feststellen, daß alle Formen mit Ausnahme von *Arthraerua* eine relativ schwache bis sehr dünne Kutikula besitzen. Auch die Zellulose-Außenwände sind dünn

oder nur wenig verdickt. Die Spaltenzahl pro Flächeneinheit erreicht soweit sie quantitativ feststellbar war eine beträchtliche Höhe, nur bei *Zygophyllum* liegen die Werte ebenso niedrig wie bei den Sukkulenten der Felsstandorte. Tatsächlich findet sich *Zygophyllum Stapffii* häufig nicht nur in den Rivieren, sondern auch auf den angrenzenden Flächen und selbst an Felsstandorten, allerdings kümmerlicher.

Tabelle 5. Ausbildung der Epidermis und Spaltenzahl und -größe bei den Pflanzen der brackigen Riviere der äußeren Namib.

	Dicke der Kutikularschicht (μ)	Dicke der äußeren Zellulosewand (μ)	Spaltöffnungen Zahl pro mm² oben	unten	Größe (Länge × Breite in μ)
Cryophytum Barkl. (Blatt)	1	1	45	50	29×18
Zygophyllum Stapf. (Blatt)	2,5—3,5	3,5	10	10	50×27
Arthrocnemum gl. (Sproß)	12	4,5	81		30×17
Salsola Zeyheri (Blatt)	2—2,5	oben 8, unten 6	—		—
Arthraerua Leubn. (Sproß)	8—12	3,5 (—6)	—		—
Tamarix Engleri (Sproß)	2—5	2,5—3,5	—		—
Sporobolus pungens (Blatt)	2—3	oben 2, unten 5	—	77	21×7

4. Pflanzen der ebenen Flächen der mittleren Namib.

a) *Welwitschia mirabilis.*

Über die Standortsverhältnisse und die Verbreitung dieser seltsamen Pflanze hat sich Walter (1936) geäußert. Innerhalb ihres eigenartigen Areals bevorzugt sie Stellen mit etwas mehr Bodenfeuchtigkeit, vor allem die höchst selten durchflossenen Oberläufe von Namibrivieren, die meist nur als kaum erkennbare flache Geländerinnen in Erscheinung treten.

Der Aufbau der *Welwitschia* ist so bekannt und fast in jedem Lehrbuch der Botanik beschrieben und abgebildet, daß es sich erübrigt darauf einzugehen. Bei Trockenheit sterben die beiden einzigen breiten Bandblätter von der Spitze her ± weit ab, mitunter bis auf kurze Reste, und werden bei neuer Wasserzufuhr von der Basis her rasch nachgebildet (Walter 1936, S. 156).

Mit der Morphologie und Anatomie des Stammes und der Blätter haben sich schon verschiedene Forscher eingehend beschäftigt (Eichler 1863, de Bary 1877, Pearson 1906, Sykes 1911, Takeda 1913, Walter 1936). Ich beschränke mich daher nur auf die Angaben der typischen anatomischen Eigenschaften.

Das Stamminnere besteht aus einem lockeren, parenchymatischen Füllgewebe mit eingestreuten Gefäßbündeln. Nach außen folgt eine Kambiumschicht, die den ganzen Stamm umkleidet und schließlich das dicke Rindengewebe. Das Kambium gibt nach außen dünnwandige bald verkorkende Zellen ab, zwischen die stark verdickte, knorrig verzweigte Spikularzellen eingestreut sind. Das lockere Gewebe des

Stamminnern wird besonders in den peripheren Teilen von zahlreichen Gefäßbündelsträngen durchzogen. Die Hauptmasse der Leitbündel liegt in geringer Entfernung von der Rinde in einer Fläche, die annähernd die Gestalt eines Kegelmantels hat, ganz entsprechend der Form des Vegetationskörpers. Nach de Bary (1887) sollen sich diese Leitbündel unmittelbar in die Blätter fortsetzen; er bezeichnet sie deshalb als „Blattspurschicht". Von hier aus zweigen gegen die Peripherie des Stammes eine große Menge kleiner Leitbündel ab. Sie verlaufen unregelmäßig und bilden ein wirres Netz, „das periphere Bündelnetz". Die Leitbündel sind kollateral gebaut und werden von mächtigen Sklerenchymfasersträngen begleitet.

Das breitflächige Blatt hat typisch xeromorphen Bau und ist anatomisch des öfteren beschrieben worden, besonders eingehend von Sykes (1911, Fig. 1—3) und Takeda (1913, Taf. 29, Fig. 1—12). Zuletzt hat auch Walter (1936, S. 159) Blattquerschnitte abgebildet. Das äquifaziale Blatt enthält sehr viel Festigungsgewebe, das sich in Form mächtiger unverholzter Sklerenchymfasersträngе vor allem auf beiden Blattseiten unter der Epidermis befindet; kleinere Stränge und Spikularzellen sind aber auch sonst im Mesophyll reichlich zerstreut. Auch die großen kollateralen Leitbündel besitzen beiderseits einen dicken Sklerenchymfaserbelag. Außerdem werden sie von einem Ring von Speichertracheiden umgeben. Die Blattepidermis ist ungewöhnlich stark verdickt. Die Zelluloseaußenwände messen 7,5 μ, die Kutikula und die kutinisierten Wandschichten, die keilförmig in die Radialwände der Oberhautzellen eingreifen, sogar 10 μ. Die tief versenkten und von einem kutinisierten Wulst überdeckten Spalten liegen auf beiden Blattseiten in flachen Längsfurchen in größerer Anzahl (Unterseite 144/mm², Oberseite 98/mm²).

Aristida ciliata (Desf.) var. *capensis* (Trin. et Rupr.) *(Gramineae).*

Dieses Gras bedeckt in meist dürrem, vertrocknetem Zustand die salzarmen, trockenen Flächen der inneren Namib. Meist bildet es nur lückenhafte Bestände, selten eine geschlossene Grasdecke. Nur in der Regenzeit ist das Federgras grün, kommt zur Blüte und Fruchtreife, um danach bald wieder abzusterben. Seine kurzen, schmalen Blätter sind borstig und werden noch stärker eingerollt als bei *Sporobolus pungens*. Die Blattunterseite ist auch hier eben, während die Oberseite 6—8 Rippen zeigt.

Im anatomischen Bau stimmen *Sporobolus* und *Aristida* in den wesentlichsten Punkten überein und wurden schon von Volkens (1887, Taf. XVI, 4), und Holm (1902) untersucht. Auch hier umgibt eine großzellige Parenchymscheide die Gefäßbündel. Die kräftigeren Nerven sind außerdem von einer aus schwach verholzten, dickwandigen

Zellen bestehenden Scheide umgeben. Nach Holm (1902, Fig. 1) fehlt aber den federbegrannten Aristida-Arten eine echte Gefäßbündelscheide, so daß es sich hier um ein stark verdicktes „Mestom"-Parenchym, das eine echte Scheide vortäuscht, handelt. Englumige Sklerenchymfasern begleiten zu beiden Seiten in breiten Strängen die Leitbündel. Die Epidermiszellen der Blattunterseite sind fast eben, während die der Oberseite mäßig vorgewölbt erscheinen. Die eingerollte Blattfläche ist außerdem mit kurzen, hakenförmigen Haaren besetzt. Die Außenwände der Epidermiszellen beider Blattseiten sind kaum verdickt. Die Stomata sind nicht eingesenkt und finden sich auf der äußeren und inneren Blattfläche in sehr geringer Zahl (13 mm^2).

c) Scrophulariaceen.

Zu den Pflanzen der mittleren Namib gehören ferner zwei krautige, nicht sukkulente Scophulariaceen, *Lyperia litoralis* und *Chaenostoma corymbosum*, die gerne die steinigen Hänge der Riviere bewohnen. Erstere ist ein zartes Pflänzchen von etwa 15 cm Höhe mit 1—2 cm langen, lanzettlich-eiförmigen Blättern, während *Chaenostoma* kräftigere Büsche bildet und 2—3 cm breite und 3 cm lange, grob gezähnte Blätter hervorbringt.

Die Blattorgane beider Pflanzen zeichnen sich durch drüsige Behaarung aus. Bei *Lyperia* finden sich neben langen Drüsenhaaren mit langer Stiel- und kurzer Halszelle und 4zelligem Köpfchen auch kürzere Haare mit größerem und breitem vielkammerigem Köpfchen (Fig. 26*e*). Bei der anderen Scrophulariacee fand ich nur eine Art von Haaren, sehr langgestielte mit vierzelligem pilzhutförmigen Drüsenköpfchen (Fig. 26*c*). Sonst bietet der Blattbau wenig Besonderheiten. Er ist bei beiden Arten äquifazial. Bei *Lyperia* ist das Assimilationsgewebe deutlicher palisadenartig gestreckt wie bei *Chaenostoma*. Erstere besitzt außergewöhnlich große Epidermiszellen, die eine Art Wasserspeicher darzustellen scheinen (Fig. 28*a*). Hier wie bei *Chaenostoma* ist die Epidermis dünnwandig und sehr schwach kutinisiert (Fig. 27*g*). Die nicht eingesenkten, bei *Lyperia* sogar etwas emporgehobenen Spalten sind ziemlich zahlreich: *Lyperia* hat 55 pro mm^2 auf beiden Blattseiten, *Chaenostoma* 42/mm^2 oben und 62/mm^2 unten.

d) Acanthaceen.

Acanthaceen sind für die Flora Südwestafrikas sehr bezeichnend. Zwei typische Vertreter wachsen auch auf den salzarmen Flächen der mittleren Namib, *Justicia arenicola* und *Petalidium variabile*. Erstere

ist ein kleiner, dorniger Zwergstrauch, der während des größten Teiles des Jahres sein Laub behält. *Petalidium* ist ein xeromorpher Strauch mit eiförmigen bis lanzettlich 3×4 cm großen Blättern, die durch starke Behaarung graugrün erscheinen.

Wie bei den zuvor besprochenen Pflanzen sind auch hier die Blätter reichlich behaart. *Petalidium* ist an Blättern und Achse dicht mit kurzen, spitz auslaufenden Deckhaaren besetzt (Fig. 26*d*), während

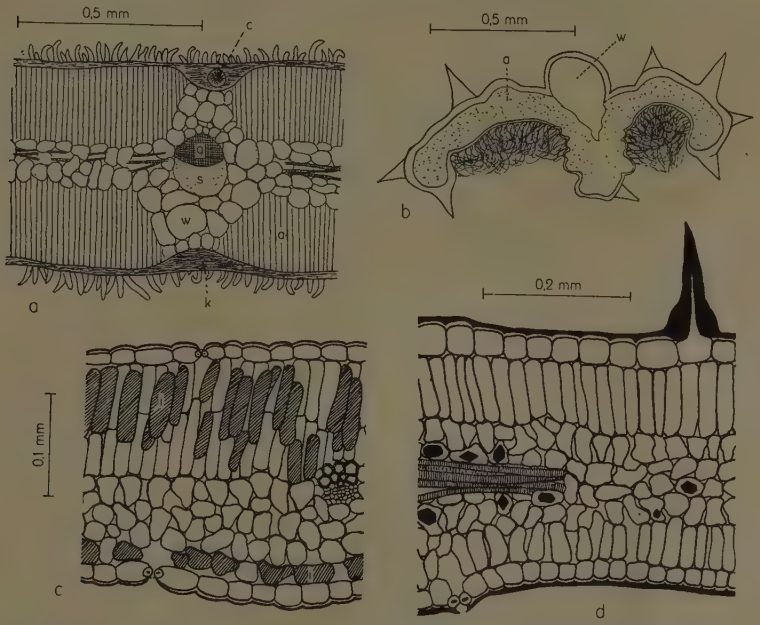


Fig. 25. Verschiedene Blattquerschnitte: *a*) *Petalidium variabile* (etwas schematisiert); w = großzelliges, zartwandiges Wassergewebe, das die Leitbündel umgibt, a = Assimilationsgewebe, g = Gefäßteil, s = Siebteil, c = Cystolith; *b*) *Gazania varians*, (schematisiert) a = Assimilationsgewebe, w = Wassergewebe; *c*) *Sesbania aculeata* (dorsiventraler Blattbau) i = Idioblast; *d*) *Euclea pseudebenum* (dorsiventraler Blattbau).

Justicia neben einzellreihigen, langen Deckhaaren 3 Arten von Drüsenhaaren aufweist: 1. kurze, sitzende, fast kugelige Drüsenhaare mit 3—4 horizontalen Wänden, 2. kurzgestielte Haare mit durch senkrechte Wände geteiltem Drüsenköpfchen (Fig. 26*b*), 3. langgestielte Haare vom gleichen Bau, wie vorher mit langer Stiel- und kurzer Halszelle.

Im übrigen ist auch hier der Blattbau äquifazial. Bei *Petalidium* werden die Leitbündel von einem zartwandigen, chlorophyllfreien Ge-

webe umgeben, das als Wasserspeicher anzusehen ist (Fig. 25*a*). *Justicia* besitzt eine verhältnismäßig dünnwandige Epidermis mit feiner Kutikula, die auch hauchdünn die Drüsenhaare überkleidet. Bei *Petalidium* sind dagegen die Zelluloseaußenwände der Epidermis außerordentlich stark verdickt (34—37 μ); die Kutikula ist allerdings auch hier schwach. Die Stomata sind in beiden Fällen sehr zahlreich; *Petalidium* hat 180 pro mm² unten, 140 pro mm² oben, nicht eingesenkt, *Justicia* beiderseits 119 pro mm² und emporgehoben.

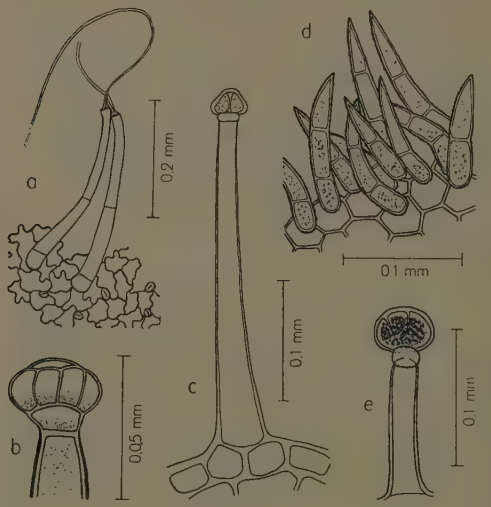


Fig. 26. Verschiedene Haare: *a*) *Helichrysum roseoniveum*, Peitschenhaar; *b*) *Justicia arenicola*, Köpfchen eines langgestielten Drüsenhaars; *c*) *Chaenostoma corymbosum*, langgestieltes Drüsenhaar mit pilzhutähnlichem Köpfchen; *d*) *Petalidium variabile*, kurze dreizellige Deckhaare; *e*) *Lyperia litoralis*, kurzgestieltes Drüsenhaar.

Erwähnenswert ist schließlich der Bau der Sproßachse von *Justicia*. Das Querschnittsbild eines jüngeren Stengelabschnittes zeigt einen schwach entwickelten Holzkörper, der ein zartwandiges, großlumiges Mark umschließt mit den für Acanthaceen typischen sich in fast allen Gewebeteilen wiederfindenden Cystolithen. Den Holzzylinder umschließt zunächst ein kontinuierlicher Steinzellenring, dem nach außen ein mächtiger bis 15 Zellreihen breiter Korkring folgt. Den Abschluß nach außen bildet ein kollenchymatisch verdicktes Hypoderm und dann die Epidermis. In älteren Sprossen hat sich der Korkring stark verbreitert und bildet die Oberfläche. Seine Entstehung geht auch, wie oben bei *Mes. salicornioides* beschrieben wurde, auf ein Phellogen zurück, das in der inneren primären Rinde angelegt wird.

e) Compositen.

Von den Compositen, die in Südwestafrika an fast allen Standorten mit zahlreichen Formen vertreten sind, habe ich drei charakteristische Vertreter aus der Namib genauer untersucht. Allen ist eine kräftige Behaarung gemeinsam. Bei *Helichrysum roseo-niveum*, einem kleinen, 10 cm hoch werdenden niederliegenden Pflänzchen mit ovallanzettlichen 2×1 cm großen Blättern bilden lange, mehrzellige Peitschen-

haare (Fig. 26 *a*) einen dichten, weißen, filzigen Überzug, der der Art den Namen „Südwester Edelweiß" eingebracht hat. *Gazania varians* ist ebenfalls eine kleine, krautige Composite, die aber fiederspaltige, grob gezähnte Blätter besitzt. Die Blattoberseiten und die Rippen der Unterseiten sind mit kleinen, spitzen, vielzelligen, unverholzten Stacheln

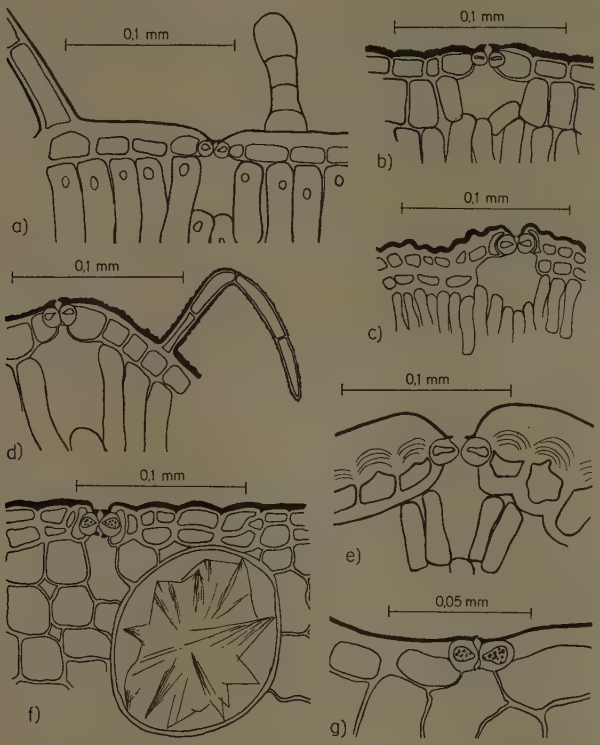


Fig. 27. Verschiedene Epidermen von Pflanzen der inneren Namib: *a*) *Helichrysum roseo-niveum*; *b*) *Rhus mucronata*; *c*) *Parkinsonia africana*, doppelte Epidermis des Sprosses; *d*) *Gomphocarpus fruticosus*, *e*) *Gazania varians*, Epidermis der Blattoberseite, *f*) *Salvadora persica*, doppelte Epidermis; *g*) *Chaenostoma corymbosum*.

besetzt (Fig. 25 *b*). Die etwas eingerollten Blattunterseiten sind von einem dichten, weißen Filz aus langen, englumigen Haaren bedeckt; oberseits finden sich spärlich kleine Köpfchendrüsen. *Tripteris arborescens* wird etwas größer und bildet bis 1 m hohe, kräftige Stauden mit größeren länglichen, grobgesägten, etwas dicklichen Blättern, die durch ihre starke

drüsige Behaarung sich klebrig anfühlen. Die mehrzellreihigen, starren, kräftigen Drüsenhaare mit kleinen, vielzelligen Köpfchen (Walter 1936, Fig. 17) bedecken in großer Zahl beide Blattseiten.

Der Blattbau aller drei Formen ist äquifazial meist mit wenig ausgeprägten Palisadenzellen. Im übrigen zeigt das Mesophyll keine Besonderheiten, nur bei *Gazania* werden die Blattnerven beiderseits von großzelligem, chlorophyllfreien, wasserspeicherndem Gewebe umgeben. Überall ist die Kutikula außerordentlich dünn (1 μ), die Zelluloseaußenwände sind dagegen verschieden stark und erreichen bei *Gazania* auf der Oberseite 25—27 μ (Fig. 27*e*), bei *Helichrysum* 5 μ (Fig. 27*a*) und bei *Tripteris* nur 2,5 μ. Bei letzterer sind die Stomata nicht, bei *Helichrysum* und *Gazania* wenig eingesenkt. Bei dieser fanden sich oberseits 64/mm², unterseits zwischen dem Haarfilz ca. 150/mm². Auch die beiden anderen Arten besitzen mit 132/mm² unten, 136/mm² oben (*Tripteris*) und 126/mm² unten und 95/mm² oben (*Helichrysum*) eine hohe Zahl von Stomata.

Die Sproßachsen der drei Compositen bieten anatomisch nichts Besonderes und werden in der Hauptsache von einem sekundär verdickten Xylemring gebildet. Wasserspeichernde Gewebe fehlen durchweg. Bei *Helichrysum* grenzt eine verkorkte Endodermis den Zentralzylinder von der Rinde ab.

f) *Myrothamnus flabellifolia.*

Dieser überaus interessante, poikilohydre Zwergstrauch mit stark verzweigten, meist niederliegenden Zweigen wird bis 0,5 m hoch. Die kleinen, zahlreichen, fächerförmigen Blättchen sind gegenständig. Bei Trockenheit macht der ganze Strauch einen vollständig dürren und abgestorbenen Eindruck. Die kleinen Blättchen haben sich fächerartig zusammengefaltet und ihre grüne Farbe verloren. Bei genügender Wasserzufuhr vermag die Pflanze jedoch wieder aufzuleben. Versuche, die Grundell (1933) und Walter angestellt haben, ergaben, daß trockene Pflanzen, die über ein halbes Jahr mit Feuchtigkeit nicht in Berührung kamen, wieder ergrünten. Derartige, nach langem Austrocknen durch Wasserzugabe wieder zur Entfaltung gebrachten Blätter ließen sich ohne weiteres plasmolysieren.

Untersuchungen über den anatomischen Bau der Sproßachse und des Blattes wurden von Grundell (1933) angestellt. Ihre Ergebnisse decken sich mit den meinigen in den wesentlichsten Punkten.

Das dorsiventral gebaute Blatt zeigt auf der Oberseite 1—3 Palisadenreihen, während unten nur stellenweise deutliche Palisaden zu erkennen sind. Der übrige innere Raum wird von Schwammparenchym

ausgefüllt. Das jeweils im Bereich der Furchen liegende Mesophyll, sei es auf der Blattober- oder -unterseite, besteht aus kleineren Zellelementen als das übrige Gewebe. Mehrere kollaterale Leitbündel durchziehen das Blatt und besitzen ein gut ausgebildetes Xylem. Die Hauptnerven werden von kleinen Sklerenchymsträngen begleitet. Große Sekretzellen, die ein stark aromatisches Öl enthalten, sind in der Epidermis an Stellen zu suchen, wo große, dickwandige Zellen vorherrschen. Ferner finden sich gerbstoffhaltige Zellen in der Nähe der Leitbündel.

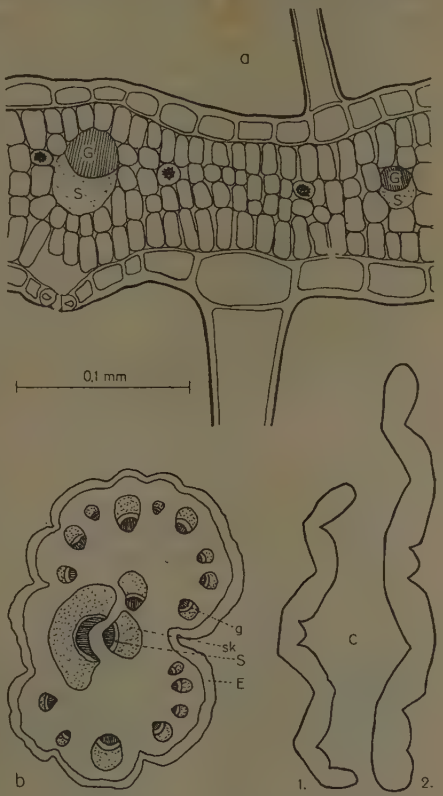


Fig. 28. *a*) *Lyperia litoralis*, Blattquerschnitt (etwas schematisiert), G = Gefäßteil, S = Siebteil; *b*) *Parkinsonia africana*. Stengelquerschnitt; g = Gefäßteil, S = Siebteil, sk = Sklerenchymfaserstrang, E = doppelte Epidermis; *c*) *Myrothamnus flabellifolia*, Blattquerschnitte 1. in trockenem Zustand, 2. derselbe Schnitt in gequollenem Zustand bei derselben Vergrößerung.

Die Epidermiszellen sind je nach der Lage am Blatt verschieden groß. In den Furchen der Blattober- und -unterseite sind sie klein und rundlich, während die übrigen Teile der Oberfläche von großen und dickwandigen Oberhautzellen gebildet werden. Die über den Zellen liegende Kutikula ist stellenweise gewellt und sehr dünn, nur über den dickwandigen, großen Epidermiszellen etwas verstärkt. Die Stomata liegen in relativ großer Zahl vor allem in den Furchen. An Stellen, wo die großen Oberhautzellen vorherrschen, sind die Stomata größer, aber nur in viel geringerer Zahl vorhanden. Grundell gibt irrtümlicherweise an, daß diese Stellen ganz spaltenfrei sind. Die Stomata sind nicht eingesenkt und nur von einer kleinen, zipfelförmigen Vorhofleiste überdeckt. Bei Trockenheit werden die

Blattspreiten von *Myrothamnus* fächerförmig zusammengelegt, eine Erscheinung, die auf einem Kohäsionsmechanismus beruht. Die kleinzelligen und dünnwandigen Epidermisstreifen in den Furchen und die großzelligen, dickwandigen, auf den Furchenkämmen liegen auf der Ober- und Unterseite des Blättchens abwechselnd, d. h. eine dünnwandige Epidermispartie der Blattunterseite entspricht einer dickwandigen auf der Oberseite und umgekehrt (Fig. 29). Bei Wasserverlust ziehen sich die dünnwandigen Zellen wesentlich stärker zusammen als die dickwandigen, was bewirkt, daß sich das Blatt in Falten legt. Wie stark die Verminderung der Oberfläche durch die Faltung ist, ergab sich aus folgenden Messungen: Ein normales Blättchen von *Myrothamnus* wurde in trockenem Zustande gemessen, dann 24 Stunden in Wasser gelegt und wiederum gemessen. Die Flächenzunahme betrug 61,8 % (Fig. 30 *a* u. *b*). Dies entspricht der Feststellung von Walter, daß die Gewichtszunahme eines trockenen dürren Blättchens, nachdem es 4 Stunden in Wasser getaucht und hierauf 24 Stunden in einer feuchten Kammer gelegen hatte, 62 % betrug. Auch an Querschnitten kann man die Wirkung des Kohäsionsmechanismus gut beobachten (Fig. 28 *c*).

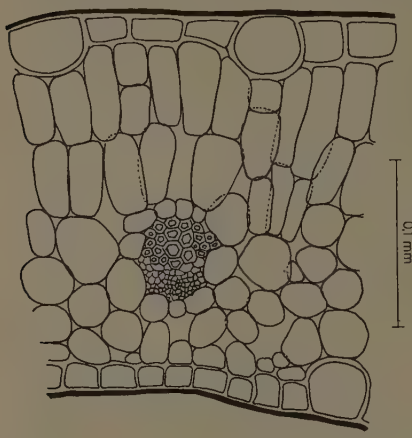


Fig. 29. *Myrothamnus flabellifolia*, Blattquerschnitt.

Fig. 30. *Myrothamnus flabellifolia: a*) Blättchen in trockenem Zustand, *b*) dieselben Blättchen in gequollenem Zustand bei derselben Vergrößerung (24 Std. in Wasser).

Bei einer zusammenfassenden Betrachtung der Pflanzen der ebenen, salzarmen Flächen der inneren Namib muß zunächst *Myrothamnus* als poikilohydre Form ausgenommen werden. Hier fehlen xeromorphe Eigenschaften jeder Art. Sie werden durch physiologische Anpassung in Form einer extremen Eintrocknungsfähigkeit des Zellinhaltes ersetzt.

Die übrigen Arten besitzen alle irgendwelche xeromorphen Merkmale. Wasserspeicherung ist nur in geringem Maße entwickelt. Tab. 6 gibt eine Zusammenstellung der quantitativ-anatomischen Merkmale wieder.

Tabelle 6. Ausbildung der Epidermis und Spaltenzahl und -größe bei Pflanzen der ebenen Flächen der mittleren Namib.

	Dicke der Kutikularschicht (μ)	Dicke der äußeren Zellulosewand (μ)	Spaltöffnungen		
			Zahl pro mm² oben	unten	Länge × Breite in μ
Welwitschia mirab.	10	7,5	98	144	24×12
Aristida ciliata	1	oben 1–2, unten 3	—	13	32×11
Lyperia litoralis	1	2–3	56	56	31×17
Chaenostoma corymb. .	1	4	42	68	26×15
Justicia arenicola	1–2 (4)	1–2	119	110	19×13
Petalidium variabile..	1	14–16	193	183	27×18
Helichrysum roseo-niv.	1	5	94	126	24×14
Tripteris arborescens..	1	2,5	136	132	25×12
Gazania varians.....	1	25–27 oben	ca. 64	150	— —
Myrothamnus flabellif.	1–3	1–3	64	78	27×12

Bei allen behaarten Formen ist die Epidermis nur wenig verdickt; die Kutikula bleibt durchweg sogar sehr dünn (Ausnahme *Welwitschia*). Die Zelluloseaußenwände sind meist auch nur wenig verdickt, nur bei *Gazania* und *Petalidium* sind sie erheblich verstärkt.

Bei allen Formen ist die Spaltenzahl pro Flächeneinheit hoch oder erreicht doch zum mindesten mittlere Werte. Damit ist für diese Pflanzen im Gegensatz zu den sukkulenten ein reger Gasaustausch und eine kräftige Wasserverdunstung in feuchten Perioden zu erwarten. Dieser für nicht sukkulente Xerophyten bezeichnenden Intensivierungsmöglichkeit der Lebensvorgänge unter günstigen Wasserverhältnissen ist es zu verdanken, daß Flächen der inneren Namib nach Regen in kurzer Zeit ergrünen können. Die Gesamterscheinung der hier vorkommenden Pflanzen deutet bereits auf die im Vergleich zum küstennahen Namibgebiet häufigeren Niederschläge hin.

5. Nicht brackige Riviere.

a) Strauchige Leguminosen.

Charakteristische Bewohner der nicht versalzenen Riviere der inneren Namib sind der Halbstrauch *Sesbania aculeata* und die holzige *Parkinsonia afrikana*, ein bis 6 m hoch werdender Baumstrauch. *Sesbania* besitzt etwa 6 cm lange, schmale, unpaarig gefiederte Blätter. Bei der zweiten Art sind die Blattfiedern zu kleinen kaum wahrnehmbaren Schüppchen reduziert, die an den stengelartigen Blattspindeln sitzen.

Die Blattfiedern von *Sesbania* sind dorsiventral gebaut, mit 2—3-schichtigem Palisadengewebe an der Oberseite und darunter Schwammparenchym. Unter der Epidermis und auch weiter im Innern liegen in großer Menge riesige Gerbstoffidioblasten mit gelb-braunem Inhalt (Fig. 25*c*). Die schuppigen Blättchen der *Parkinsonia* zeigen zentrales Leitbündel in einem Mesophyllgewebe, das beiderseits peripher palisadenartig ausgebildet ist.

Die starke Blattreduktion bei dieser Art macht eine Mitwirkung der Achsenteile bei der Assimilation erforderlich. In jüngeren Sproßteilen finden wir unter einer zweischichtigen Epidermis ein gut ausgebildetes, chlorophyllreiches Palisadengewebe. Mehr im Innern liegt eine Gruppe großer Gefäßbündel, die von einem Ring kleinerer ebenfalls isoliert liegender Leitstränge umgeben werden; alle besitzen mächtige Sklerenchymbeläge auf der Phloëmseite (Fig. 28*b*). *Sesbania* hat dagegen einen breiten, das zentrale Mark umschließenden Holzkörper aufzuweisen. In der kollenchymatisch verdickten primären Rinde junger Sprosse liegen isolierte Sklerenchymfasergruppen von großen Gerbstoffschläuchen begleitet; kleinere Behälter dieser Art kommen auch im Mark vor.

Die Fiederblättchen beider Arten besitzen einschichtige schwach kutinisierte Epidermen. Bei *Sesbania* sind die Zellulosewände etwas mehr verdickt (6—7 μ), bei *Parkinsonia* dagegen nur wenig (3 μ). Die nicht oder nur schwach versenkten Stomata *(Sesbania)* sind sehr häufig. *Sesbania* zeigt beispielsweise oberseits 160, unterseits 194 pro mm^2; die Spalten sind allerdings hier besonders klein (19×10 μ). Ihrer assimilatorischen Aufgabe entsprechend sind am Sproß von *Parkinsonia* ebenfalls Spalten vorhanden (48 pro mm^2); sie liegen hier etwas eingesenkt in die ziemlich verdickte und schwach kutinisierte doppelte Epidermis (Fig. 27*c*). Auf jungen Sproßabschnitten zeigt *Parkinsonia* einzelne ziemlich lange Haare.

b) Baumartige Rivierpflanzen.

Hierher zählen *Rhus mucronata* (Anacardiaceae), *Salvadora persica* (Salvadoraceae) und *Euclea pseudebenum* (Ebenaceae). *Rhus* besitzt 5—6 cm lange, eiförmig-lanzettliche Blätter von Hartlaubcharakter.

Die ebenfalls strauch- bis baumartige *Salvadora* zeigt dagegen dicke, fleischige, lanzettliche, 5 cm lange Blätter, während die baumförmige *Euclea pseudebenum* schmallanzettliche, lange, dünne harte Blätter trägt.

Nur bei *Salvadora* findet sich äquifazialer Blattbau, bei den beiden anderen Arten dorsiventraler. Bei ersterer ist beiderseits eine 2—3-reihige Palisadenschicht vorhanden, die nach innen in ein dünnwandiges, großlumiges Schwammparenchym übergeht, in das die Leitbündel eingebettet sind und das wahrscheinlich der Wasserspeicherung dient. Im Mesophyll, besonders in der Nähe der Nerven, finden sich große, einfach getüpfelte Speichertracheiden. Bei *Rhus* und *Euclea* suchen wir vergebens nach derartigen Einrichtungen zur Wasserspeicherung. Die erstgenannte Form zeigt außer den für Anacardiaceen typischen großen, schizolysogenen Harzgängen im Siebteil der Blattnerven, keine Besonderheiten in der Struktur des Mesophylls, ebensowenig das ebenfalls dorsiventrale Blatt von *Euclea* mit einschichtigem (bei *Rhus* mehrschichtigem) Palisadengewebe (Fig. 25 *d*). Entsprechend dem Hartlaubcharakter kommen bei *Euclea* und *Rhus* Sklerenchymfaserstränge in Begleitung der Blattnerven vor.

Salvadora ist durch eine doppelte Epidermis ausgezeichnet (Fig. 27 *f*). Die etwas verdickte Kutikula greift mit keilförmigen, kurzen Zapfen in die Radialwände der Oberhautzellen ein. Auch bei *Euclea* sind die einschichtigen Epidermiszellen ziemlich verstärkt (äußere Zellulosewand 6 μ, Kutikula 4 μ). *Rhus* zeigt eine etwas schwächer verdickte Epidermis, die aber mit einer 3—4 μ dicken Zelluloseaußenwand und einer 2,5 μ dicken Kutikula noch xeromorphen Bau aufweist (Fig. 27 *b*). Alle drei Pflanzen besitzen recht viele Spaltöffnungen, am meisten *Salvadora persica* mit 104 pro mm² oben und 122 pro mm² unten. Bei *Rhus* wurden oberseits mit 114 pro mm² sogar mehr Stomata festgestellt wie unterseits mit 88 pro mm²; sie sind hier wie auch bei *Euclea* mit kräftigen Kutinleisten versehen. Bei dieser fanden sich oberseits nur 20 Stomata pro mm², unterseits dagegen 85 pro mm². Alle drei Pflanzenarten sind so gut wie nicht behaart. *Euclea* zeigt auf der Blattoberseite zuweilen eigenartige epidermale Papillen. *Rhus* besitzt nur vereinzelt kleine Köpfchendrüsen mit einzelligem Stiel.

Die Pflanzen der nicht brackigen Riviere der inneren Namib haben das ganze Jahr hindurch genügend Bodenfeuchtigkeit zur Verfügung. Hier kommen deshalb schon typische mesomorphe Arten vor, wie die bereits auf S. 374 behandelte Asclepiadacee *Gomphocarpus fruticosus*.

Andere Formen besitzen xeromorpheren Habitus, z. B. *Parkinsonia* mit ihren reduzierten Blättchen, die noch an kleinen Rivieren mit relativ geringen Wasservorräten im Boden zu gedeihen vermag. Auch der Hartlaubcharakter von *Rhus* und *Euclea* kann in gewissem Sinne als xeromorphe Eigenschaft gelten. Wasserspeicherung fehlt aber fast vollständig, nur *Gomphocarpus* verfügt über ein kleines Wassergewebe an den Blattrippen. In der Ausbildung der Epidermis nähern sich die Arten schon ziemlich dem mesophytischen Typus. Die Kutikula ist mit Ausnahme von *Salvadora* und *Euclea* kaum verdickt, die Zelluloseaußenwände sind dagegen meist verstärkt. Die Stomatazahl liegt in der Regel sehr hoch (über 100 pro mm^2), nur bei *Euclea* und *Parkinsonia* niederer, erreicht aber hier immer noch mittlere Werte (Tab. 7).

Tabelle 7. Ausbildung der Epidermis und Spaltenzahl und -größe bei den Pflanzen nicht brackiger Riviere.

	Dicke der Kutikularschicht (μ)	Dicke der äußeren Zellulosewand (μ)	Spaltöffnungen: Zahl pro mm^2 oben	Spaltöffnungen: Zahl pro mm^2 unten	Spaltöffnungen: Größe Breite in μ
Sesbania aculeata	1	6—7	160	194	19×10
Parkinsonia africana (Sproß)	2	3	48		19× 9
Rhus mucronata	2,5	oben 2, unten 5	114	88	24×11
Salvadora persica	4—5	dopp. Epid.	104	121	21×10
Euclea pseudebenum	4	6	20	85	27×23
Gomphocarpus fruticosus	1	3; ü. d. Wassergew. 7	77	367	25×17

III. Allgemeine Betrachtungen.

Nachdem wir die wichtigsten Vertreter der Namibflora in bezug auf ihre anatomisch-morphologischen Eigenschaften kennengelernt haben, müssen wir die in der Einleitung aufgeworfenen Fragen zu beantworten versuchen.

Zunächst müssen wir feststellen, daß die Pflanzenarten ein und derselben Standorte meist ziemlich viel gemeinsame Züge besitzen und daß diese in gewisser Beziehung zu den Standortsverhältnissen stehen.

So ist für die Standorte der äußeren Namib die Sukkulenz der Gewächse das hervorstechendste Merkmal. Im einzelnen kann es sich hier um Stamm- oder Blattsukkulenz handeln, und unter den einen wie den andern finden wir besonders extreme Typen, wie z. B. das

kugelförmige *Trichocaulon Dinteri* und der zu den sphäroiden Mesembryanthemen gehörende *Lithops*. Es handelt sich hier um einen Standort, an dem den Pflanzen zwar extrem wenig Wasser zugeführt wird, dafür aber dieses wenige Wasser durch die häufigen Nebel doch in mehr oder weniger regelmäßigen Abständen. Das sind Verhältnisse, die gerade die Sukkulenten am besten auszunützen vermögen. Sie nehmen das wenige Wasser mit ihrem flachen Wurzelsystem rasch auf, speichern es und verbrauchen es äußerst sparsam. Das hat eine geringe Lebensintensität zur Folge, die in der geringen Stomatadichte von im Mittel 20—25 Spalten pro mm² am besten zum Ausdruck kommt. Dabei muß man bedenken, daß die Oberflächenentwicklung sehr gering ist, d. h. jede Spaltöffnung für die Durchlüftung einer sehr beträchtlichen Gewebemasse sorgen muß.

Die kutikuläre Transpiration ist äußerst gering. Den täglichen Verlust an Wasser gibt Boß (1935) für *Lithops* mit 0,3% an, Walter (1936) für *Cotyledon orbiculata* mit 0,8%. Engmann (1934) fand bei seinen Versuchen mit Mesembryanthemen anfänglich einen täglichen Verlust von 1,5—2,6%, der in den folgenden Tagen auf 0,3—0,5% fiel und auf dieser Höhe 26 Tage verblieb. Die Dicke der Kutikula und der Epidermisaußenwand erweist sich leider immer wieder als ganz unzuverlässiger Maßstab für den Transpirationswiderstand der Kutikula. Bei *Cotyledon* und den meisten Mesembryanthemen z. B. ist die Kutikula besonders dünn, obwohl gerade diese Arten sehr wirksam vor Wasserabgabe geschützt sind.

Noch extremer sind die Standortsverhältnisse auf den ebenen Flächen der äußeren Namib. Die Wasserzufuhr durch Nebel ist geringer. Zugleich gesellt sich die Versalzung des Bodens dazu. Diese scharfe Auslese hat dazu geführt, daß nur wenige Mesembryanthemen als Regenephemeren hier zu gedeihen vermögen. Zu den Eigenschaften der Sukkulenten in extremer Ausbildung gesellt sich bei diesen noch die Fähigkeit hinzu, sehr hohe Salzkonzentrationen im Zellsaft ohne Schaden zu ertragen.

Die Pflanzen der brackigen Riviere sind typische Sukkulenten, für die der Salzhaushalt vielleicht wichtiger ist als der Wasserhaushalt. Im einzelnen sind hier die Probleme noch durchaus ungeklärt. Die Salzaufnahme ist kein passiver Vorgang, der direkt von der Wasseraufnahme abhängt. Wir wissen aber noch nicht wie die Salzaufnahme reguliert wird. Es ist deshalb vorläufig noch müßig, Beziehungen zur Spaltöffnungszahl, Ausbildung der Epidermis usw. zu suchen. Walter (1936) hat darauf aufmerksam gemacht, daß im

allgemeinen die nur Chlorid speichernden Arten stark sukkulent sind, während die daneben viel Sulfat speichernden Arten nur in geringem Grade oder gar nicht sukkulent sind. Auch die Salz ausscheidenden Pflanzen dürften im allgemeinen weniger sukkulent sein.

Einem ganz anderen Typus gehören die Pflanzen der ebenen Flächen der mittleren Namib an. Von der *Welwitschia* wollen wir wegen ihrer systematischen Sonderstellung ganz absehen. Auch *Myrothamnus* als poikilohydre Art nimmt physiologisch eine Sonderstellung ein. Alle anderen krautigen oder zwergstrauchartigen Pflanzen dagegen sind an ganz andere Standortsverhältnisse angepaßt als die vorhin genannten Gruppen. Nebelniederschläge spielen hier keine Rolle mehr. Der Salzfaktor ist ausgeschaltet. Die Pflanzen sind vielmehr auf die Niederschläge, die während der Regenzeit wenige Male fallen, angewiesen. Es gilt dann die Bodenfeuchtigkeit, solange sie vorhanden ist, möglichst intensiv auszunützen. Im Gegensatz zu den Sukkulenten ist für diese Arten eine besonders hohe Lebensintensität charakteristisch. Das kommt in der enormen Spaltendichte zum Ausdruck, die man erst dann richtig bewerten kann, wenn man berücksichtigt, daß die Blätter bei diesen Arten relativ dünn sind, und daß die Spalten ziemlich gleichmäßig auf beide Blattseiten verteilt sind (Tab. 6, S. 407). Die Durchlüftung muß also sehr gut sein. Die meisten Arten besitzen in den Blättern auch Gewebe, die man als Wasserspeicher bezeichnen kann. Aber die Wasserspeicherung ist sehr gering. Sie hat für die Überdauerung von Trockenzeiten ohne Wasseraufnahme aus dem Boden keine Bedeutung, dient vielmehr wahrscheinlich dafür, die täglichen Schwankungen in der Wasserversorgung des Assimilationsgewebes etwas abzumildern. Vielleicht kommt eine ähnliche Bedeutung der bei diesen Pflanzen so allgemein verbreiteten Behaarung zu. Das gilt natürlich nicht für die Drüsenhaare. Sehr charakteristisch ist für diese Arten, wie allgemein bei Sonnenarten, der äquifaziale Blattbau, der wohl mit der starken Rückstrahlung des Wüstenbodens zusammenhängt.

Wenn man somit diese Pflanzen als Xerophyten bezeichnen darf, so sind sie es doch in einem ganz anderen Sinne als die Hartlaubgewächse, zu denen viel eher die baum- und strauchartigen Pflanzen längs der nicht brackigen Riviere gehören.

Tatsächlich haben die Standortsverhältnisse hier vieles mit denen der typischen Hartlaubvegetation gemeinsam. Die Hartlaubgewächse, z. B. des Mittelmeergebietes, sind an trockene Sommer, also hohe Insolation und geringe Luftfeuchtigkeit, zusammen mit genügender Boden-

feuchtigkeit, die aus Zeiten der Winterregen stammt und in größere Tiefen dringt, angepaßt. Ganz ähnliche Verhältnisse finden wir auch hier, nur daß die Bodenfeuchtigkeit nicht direkt von Niederschlägen stammt, sondern vielmehr das kapillar zurückgehaltene oder als Grundwasser gespeicherte Wasser darstellt, das von den abkommenden Rivieren aus der Gegend, in der die Niederschläge fielen, herbeigeschafft wird und noch lange Zeit als Grundwasserstrom nachfließt.

Ähnlich wie die typischen Hartlaubgewächse zeichnen sich auch diese Arten durch sehr große Spaltendichte (Tab. 7, S. 410) und wie die meisten Holzpflanzen auch durch dorsiventralen Bau des Blattes aus.

Wo der Boden ständig feucht ist, ohne zu verbracken, können auch schon mesophytische Pflanzen auftreten, wenn sie nur die starke Besonnung und trockene Luft vertragen.

Wenn somit, in großen Zügen gesehen, die Pflanzenarten der einzelnen Standorte zu bestimmten ökologisch-anatomischen Typen gehören, so kann man das von den „Wüstenpflanzen", die in der Namib schlechthin vorkommen, durchaus nicht behaupten. Die Typen der einzelnen Standorte haben kaum etwas gemeinsames, sie unterscheiden sich vielmehr voneinander sehr scharf. Es wäre deshalb müßig, nach Eigenschaften zu suchen, die allen „Wüstenpflanzen", die häufig schlechtweg als „Xerophyten" bezeichnet werden, gemeinsam zukämen, unabhängig von den jeweiligen Standortsverhältnissen.

Diese sind für die Pflanzen viel wichtiger als das Allgemeinklima, worauf Walter wiederholt hinwies. Bestätigt wird diese Anschauung auch durch die Tatsache, daß verwandte Arten, die außerhalb der Wüste, selbst bei Tsumeb vorkommen, aber an Standorten wachsen, die in gewisser Hinsicht dem Wüstenstandorte ähnlich sind, sich nur unwesentlich von den Wüstenarten unterscheiden. Wir können somit sagen, daß Pflanzen an ähnlichen Standorten in verschiedenen Klimagebieten in morphologisch-anatomischer Hinsicht sich viel weniger unterscheiden als Pflanzen eines Klimagebietes an stark verschiedenen Standorten.

Bei allen ökologisch-physiologischen oder ökologisch-anatomischen Untersuchungen muß somit viel mehr Wert auf das standörtliche als auf das geographische Prinzip gelegt werden. Das ist bisher leider oft übersehen worden.

Zusammenfassung.

Es werden die wichtigsten Vertreter von Pflanzen der Namibwüste in anatomisch-ökologischer Hinsicht untersucht. Im Anschluß an Walter (1936) werden fünf Standortstypen unterschieden: 1. Felsstandorte, 2. ebene Flächen der äußeren Namib, 3. brackige Riviere, 4. ebene Flächen der mittleren Namib und 5. nicht brackige Riviere. Die Pflanzen der einzelnen Standorte werden gemeinsam besprochen, da es sich zeigt, daß sie sehr viele gemeinsame Züge besitzen, während sich die Pflanzenarten verschiedener Standorte zum Teil grundlegend unterscheiden.

Zum Vergleich werden einzelne Arten untersucht, die außerhalb der Wüste, aber an ähnlichen Standorten vorkommen. Es zeigt sich, daß die Zugehörigkeit zu einem morphologisch-anatomischen Typus viel deutlichere Beziehungen zu den Standortsverhältnissen zeigt, als zu dem Allgemeinklima eines geographischen Gebietes. Die „Wüstenpflanzen" stellen also durchaus keinen einheitlichen Typus dar und es ist zwecklos nach Eigenschaften zu suchen, die allen in der Wüste (als geographischer Begriff) vorkommenden Pflanzen gemeinsam wären. Vielmehr muß bei allen ökologischen Arbeiten, gleichgültig ob in physiologischer oder anatomischer Richtung, in erster Linie der Standort berücksichtigt werden.

Literaturverzeichnis.

Baumgärtel, O., Die Anatomie der Gattung Arthrocnemum Moqu. Kais. Akad. Wiss. Wien Math.-Nat. Kl. CXXVI 1. (1907). — Bary de, A., Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig 1877. — Berger, A., Sukkulente Euphorbien. Stuttgart 1907. — Ders., Mesembryanthemen und Portulacaceen. Stuttgart 1908. — Ders., Stapelien und Kleinien. Stuttgart 1910. — Boosfeld, A., Beiträge zur vergleichenden Anatomie stammsukkulenter Pflanzen. Beih. z. Bot. Zentralbl. **37** (1920). — Boss, G., Aus dem Pflanzenleben Südwestafrikas. 1934. — Ders., Die Pflanzenwelt der Namib bei Lüderitzbucht. 1937. — Brenner, W., Untersuchungen an einigen Fettpflanzen. Flora **87** (1900). — Brunner, C., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Tamaricaceen. Jahrb. d. Wiss. Anst. Beih.; Mitt. a. d. Bot. Staatsinst. Hamburg **26** (1908). — Cannon, W. A., General and physiological features of the vegetation of the more arid portion of southern Africa usw. Carnegie Inst. of Washington, Publ. No. 354, 1924. — Dangeard, Observation sur l'anatomie des Salsolées. Bull. Soc. Bot. France **35** (1888). — Dannemann, Fr., Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Entwicklung der Mesembryanthema.Diss. Halle 1883. — Dinter, K., Sukkulentenforschung I. Fedde, F. Repert. spec. nov. reg. veg., Beih. **23** (1923). — Ders., Sukkulentenforschung II. Ebenda, Beih. **53** (1928). — Ders., Index der aus Südwestafrika bis zum Jahre 1917 bekanntgewordenen Pflanzenarten. Ebenda **17/18** (1920—22)

und **23/24** (1926—28). — Dommel, H. C., Über die Spaltöffnungen der Gattung Euphorbia. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **28** (1910). — Eichler, W., Über Welwitschia mirabilis. Flora **21** (1863). — Engler, A., und Drude, O., Die Vegetation der Erde. Die Pflanzenwelt Afrikas. Bd. I 1910, Bd. II 1908, Bd. III. 2. H., 1921. — Engler, A., und Prantl, K., Die natürlichen Pflanzenfamilien. 1897—1934. — Engmann, K., Studien über die Leistungsfähigkeit der Wassergewebe sukkulenter Pflanzen. Beih. z. Botan. Zentralbl. **52** (1934). — Fritz, Fr., Über die Kutikula von Aloë- und Gasteria-Arten. Jahrb. Wiss. Bot. **81** (1935). — Gheorghieff, S., Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Chenopodiaceen. Botan. Zentralbl. **31** (1887). — Glabisz, J., Morphologische und physiologische Untersuchungen an Ceropegia Woodii Schlechter. Beih. z. Botan. Zentralbl. **23**, I (1908). — Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1909. — Holm, Th., Some new anatomical characters for certain Gramineae. Beih. z. Botan. Zentralbl. **11** (1902). — Holtermann, C., Der Einfluß des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe. Leipzig 1907. — Huber, B., Die Beurteilung des Wasserhaushalts der Pflanze. Jahrb. f. Wiss. Botan. **64** (1924). — Ders., Weitere quantitative Untersuchungen über das Wasserleitungssystem der Pflanzen. Ebenda **67** (1928). — Ders., Der Wärmehaushalt der Pflanzen. Naturwissenschaft und Landwirtschaft. 1935, H. 17. — Huber, J. A., Zur Morphologie von Mesembryanthemum. Bot. Arch. **5** (1924). — Keller, B. A., Halophyten- und Xerophytenstudien. Journ. of Ecology **13** (1925). — Ders., Die Vegetation auf den Salzböden der russischen Halbwüsten und Wüsten. Zeitschr. f. Botan. **18** (1926). — Killian, Ch., Contributions à l'étude écologique des végetaux du Sahara et du Soudan tropical. Bull. Soc. Hist. Nat. de l'Afrique et du Nord (Alger). **28** (1937). — Leisering, L., Über die Korkbildung bei den Chenopodiaceen. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. **17** (1899). — Lindinger, L., Die Struktur von Aloë dichotoma, mit anschließenden allgemeinen Betrachtungen. Beih. z. Botan. Zentralbl. **24**, I (1909). — Linsbauer, K., Handbuch der Pflanzenanatomie. Die Epidermis IV, 2. Berlin 1930. — Marloth, R., Zur Bedeutung der salzabscheidenden Drüsen. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. **5** (1887). — Ders., Die Schutzmittel der Pflanzen gegen übermäßige Insolation. Ebenda, **27** (1909). — Metzler, W., Beiträge zur vergleichenden Anatomie blattloser Pflanzen. Botan. Arch. **6** (1924). — Pearson, M., Some observations on Welwitschia mirabilis Hook. Philosophical Transactions Roy. Soc. London, Ser. B. **198** (1906). — Reule, H., Vergleichend-anatomische Untersuchungen in der Gattung Mesembryanthemum. Flora N.F. **31** (1937). — Schanderl, H., Untersuchungen über die Lichtverhältnisse im Innern von Hartlaub- und Sukkulentenblättern. Planta **24** (1935). — Schinz, H., Beiträge zur Kenntnis der afrikanischen Flora. Bull. de l'Herbier Boissier 1896. — Schmid, W., Untersuchungen über den Bau der Wurzel und der Sproßachse der Amaranthaceen. Vierteljahresschr. d. Naturf. Ges. Zürich **73** (1928). — Ders., Beiträge zur Kenntnis von Sarcocaulon rigidum Schinz. Ebenda, **77** (1932). — Schmucker, Th., Zur Ökologie der Fensterblätter. Planta **13** (1931). — Ders., Sukkulenzgrad und Dimensionsquotienten. Planta **26** (1936). — Schratz, E., Vergleichende Untersuchungen über den Wasserhaushalt von Pflanzen im Trockengebiete des südlichen Arizona. Jahrb. f. Wiss. Botan. **74** (1931). — Solereder, H., Systematische Anatomie der Dikotyledonen. 1899. — Steinbrinck, C., Über den Kohäsionsmechanismus der Roll- und Faltblätter von Polytrichum commune und einigen Dünengräsern. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. **31a** (1908). — Stocker, O., Der Wasserhaushalt ägyptischer Wüsten- und Salzpflanzen. Jena

1928. — Sykes, G., The anatomy and morphology of the leaves and inflorescences of Welwitschia mirabilis. Philosophical Transactions Roy. Soc. London, Ser. B. **201** (1911). — Takeda, H., Some points in the anatomy of the leaf of Welwitschia mirabilis. Annals of Bot. **27** (1913). — Ders., A theory of transfusion-tissue. Ebenda (1913). — Ders., Morphology of the Bracts in Welwitschia mirabilis. Ebenda (1913). — Treiber, K., Über den anatomischen Bau des Stammes der Asclepiadaceen. Botan. Zentralbl. **48** (1891). — Troll, W., Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Berlin 1937. — Trumpke, H., Beiträge zur Anatomie sukkulenter Euphorbiaceen. Diss. Breslau 1914. — Tschirch, A., Handbuch der Pharmakognosie. 1917, Bd. 2, Abt. 2. — Volkens, G., Zur Kenntnis der Beziehungen zwischen Standort und anatomischem Bau. Jahrb. d. Botan. Gartens. Berlin **3** (1884). — Ders., Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste. Berlin 1887. — Ders., Pflanzen mit lackierten Blättern. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. **8** (1890). — Walter, H., Die Anpassungen der Pflanzen an Wassermangel. Das Xerophytenproblem in kausal-physiologischer Betrachtung. Naturwissenschaft und Landwirtschaft 9. H., 1926. — Ders., Die Hydratur der Pflanze und ihre physiologisch-ökologische Bedeutung. Jena 1931. — Ders., Die ökologischen Verhältnisse in der Namib-Nebelwüste (Südwestafrika). Jahrb. f. Wiss. Botan. **89** (1936). — Ders. und Bauer, G., Über das Einrollen der Blätter bei Farnen und Blütenpflanzen. Flora N.F. **31** (1937). — White, A. und Sloane, B., The Stapeliae. Pasadena 1937.

Genetische Untersuchungen an *Pulsatilla* IV.

Die Entwicklung des *Pulsatilla*-Blattes als Grundlage für die Blattgenetik.

Von **Walter Zimmermann** (Tübingen).

Mit 25 Abbildungen im Text.

Drei natürliche Abläufe des Formwandels werden üblicherweise als „Entwicklung" bezeichnet:

I. Die ontogenetische Umbildung eines Organismus und seiner Teile. Wir wollen sie **„ontogenetische Entwicklung"** nennen. In unserem Beispiel verstehen wir darunter Gestaltung und Heranwachsen eines einzelnen Blattes, beginnend mit dem ersten Differenzierungsstadium am Vegetationspunkt („Primordium") bis zum „fertigen", ausgewachsenen Zustand dieses Blattes.

II. Die ontogenetische Folge oder Entwicklungsreihe homologer Organe, bzw. die Serie von Organteilen, die ein Organismus ausgliedert. Wir wollen sie als **„ontogenetische Organreihe"** oder **„Organfolge"** bezeichnen. In unserem Beispiel verstehen wir darunter zweierlei:

Einerseits die Gestaltfolge der Teile eines Blattes von seiner Basis zur Spitze.

Andererseits die Blattfolge an einer Sproßachse bzw. an einem Vegetationspunkt.

Im Grunde handelt es sich hier um die ontogenetische Abwandlung des Vegetationspunktes. Er verändert im Laufe seiner Ontogenie seinen Charakter, indem er zunächst etwa Keim- und Primärblätter, dann Laubblätter, dann Schuppen, Blütenblätter usw. ausgliedert. Im übrigen durchläuft jedes einzelne dieser Blattgebilde („Phyllome") seine eigene ontogenetische Entwicklung im Sinne der oben unter I. definierten Entwicklungsvorgänge.

III. Die **phylogenetische Entwicklung** der Organismen und ihrer Organe. In unserem Beispiel bedeutet das: Die Ahnen der

heutigen Blütenpflanzen haben andere Blätter hervorgebracht als die Nachfahren. Die Kette der Ahnen bildet eine Reihe, die Ahnenreihe, und ihre Organe (wie die Blätter) bilden entsprechende Reihen, Abwandlungsreihen der Blattgebilde im Gefolge der phylogenetischen Wandlung.

Diese drei Entwicklungsreihen: die ontogenetische Entwicklung einzelner Blätter, die Blattfolge und die phylogenetische Entwicklung sind weder identisch noch stimmen sie in ihrem Ablauf überein. Trotzdem werden sie in der Literatur sehr häufig verwechselt, wozu schon die übereinstimmenden Bezeichnungen: „Entwicklung", „Ableitung" u. dgl. verführen. Auch herrscht eine große Unklarheit über die Zusammenhänge der verschiedenen Entwicklungsreihen. So werden z. B. „Ableitungen" verschiedenartiger Blatt-Typen voneinander damit begründet, daß bald die ontogenetische Entwicklung eines Blattes, bald die Blattfolge eines Sprosses als Vorbild und Zeuge solcher „Ableitungen" geschildert werden; oder man glaubt phylogenetische „Ableitungen" damit widerlegen zu können, daß man auf einen abweichenden Verlauf der ontogenetischen Blattentwicklung oder der Blattfolge hinweist usw. (vgl. dazu unten S. 435, 448 und 478).

Wegen dieser vielfach ungeklärten Zusammenhänge sollen die drei Entwicklungsreihen zunächst unabhängig voneinander geschildert werden. Es sei dabei möglichst darauf geachtet, daß nicht auf einem Umweg über Bezeichnungen („morphologischer Wert" der Organe, „unifaziale" Blätter u. dgl.) das Bild der Entwicklungsabläufe von vornherein in irgendeiner bestimmten, aber unkontrollierbaren Weise festgelegt wird. Wenn wir derartige Bezeichnungen übernehmen, wollen wir uns über ihre Tragweite Rechenschaft geben.

Trotzdem sei darüber keineswegs vergessen, daß die verschiedenen Reihen zweifellos zusammenhängen. Sie hängen schon deshalb miteinander zusammen, weil sie Glieder der einen naturgegebenen einheitlichen Entwicklungskette, nämlich der kontinuierlich über die Individuengrenzen und Organabgrenzungen hinweglaufenden „Hologenie" (Fig. 1)[1]) sind. Jeder einzelne der drei oben erwähnten Entwicklungsabläufe ist nur ein von uns Menschen herausgeschnittener Abschnitt, eine von uns Menschen ausgewählte Bilderreihe. Diese Erkenntnis ist besonders wichtig für das Verständnis der Phylogenie. Schon aus diesem Grunde — von den Fragen des „Biogenetischen Grundgesetzes"

1) Wegen weiterer Erläuterungen zum Begriff „Hologenie" vgl. Zimmermann 1938, S. 22ff.

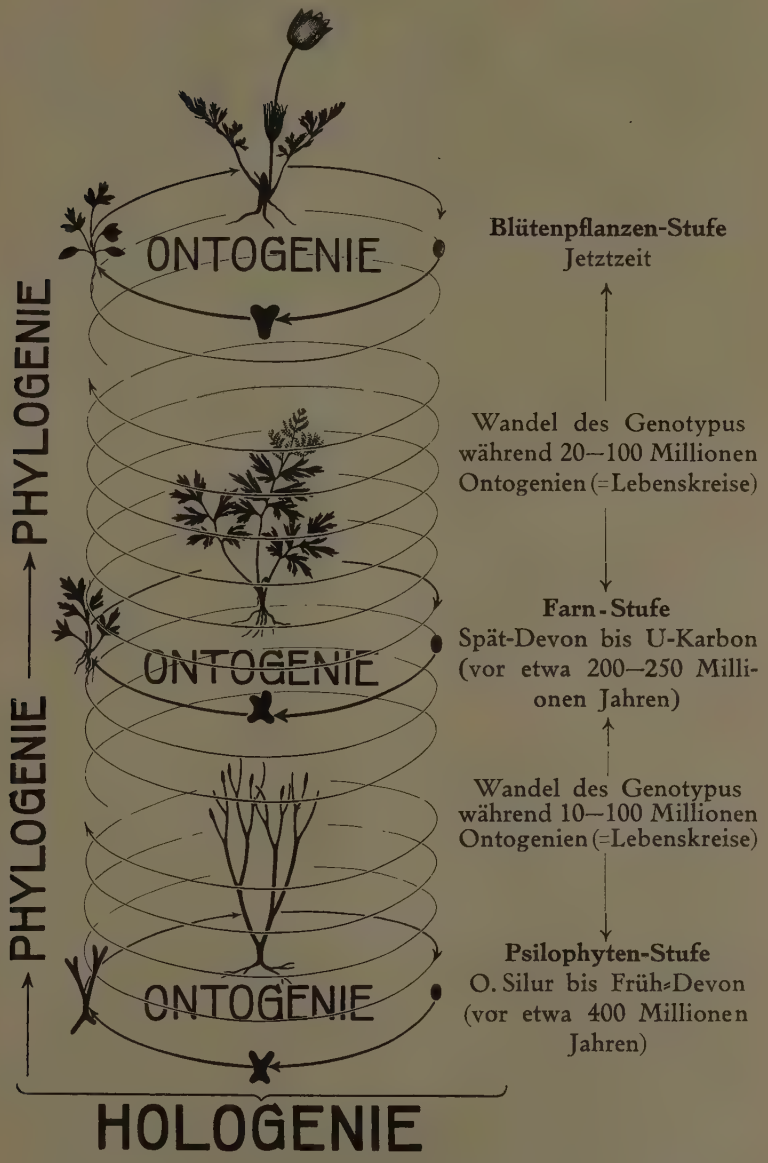


Fig. 1. Hologenie (= Ontogenie + Phylogenie) von *Pulsatilla*. Schema.

ganz abgesehen — werden wir zum Schlusse die verschiedenen Entwicklungsreihen einer vergleichenden Betrachtung unterziehen. Im übrigen habe ich mich bemüht, alle die Entwicklungsfakta, die in den bisherigen morphologischen Erörterungen (vgl. z. B. Schrödinger 1914, Troll 1935, Foster 1936, Thompson 1936, Grégoire 1938, Schüepp 1938 und Kumazawa 1938) eine Rolle spielen, an *Pulsatilla* zu prüfen.

Die vorliegende Arbeit hat insofern programmatischen Charakter, als meines Wissens bisher (mindestens auf botanischem Gebiet) noch keine Paralleluntersuchung der verschiedenen Entwicklungsabläufe eines und desselben Objektes durchgeführt worden ist. Alle bisherigen Untersuchungen betrafen entweder nur den einen oder den anderen Entwicklungsablauf[1]). Oder sie versuchten den einen Entwicklungsablauf unter der mehr oder weniger verzerrenden Perspektive eines ganz anderen Entwicklungsablaufes zu verstehen.

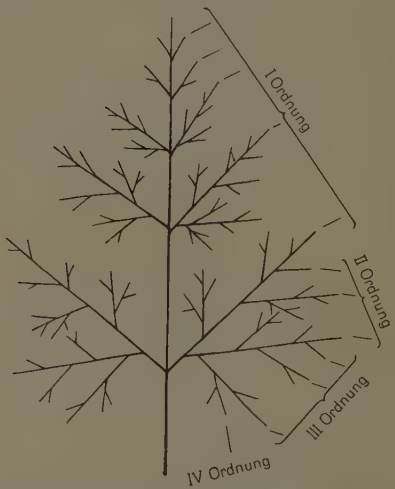


Fig. 2. Schema der Blattfiederung von *Pulsatilla* zur Kennzeichnung der Fiederungsbezeichnung.

Anemone Pulsatilla hat für eine solche „vergleichende" und genetische Untersuchung eine Reihe von Vorzügen, auf die ich schon anderweitig hingewiesen habe (Zimmermann 1934). Ich erwähne hier nur folgende Vorzüge für unsere morphologischen Ziele:

1. Jede der drei Entwicklungsreihen ist in den Grundzügen einwandfrei klarzulegen.

2. Die Unterschiede zwischen den einzelnen Blattgestalten sind sehr ausgeprägt.

3. Die unter den Angiospermen seltene Einachsigkeit, die *Pulsatilla* auszeichnet, gibt eine einheitliche und übersichtliche Anordnung

1) Insbesondere die Ontogenie der Ranunculaceen-Laubblätter ist schon wiederholt bearbeitet (vgl. z. B. Mercklin 1846, Eichler 1861, Prantl 1887, Goffart 1902, Schrödinger 1914, Foster 1929, 1936 und anderwärts, Troll 1935).

der verschiedenartigsten Blattgebilde an einer einzigen Sproßachse, beginnend mit den Keimblättern, über die Laubblätter bis zu den Phyllomen der Blüte.

4. Die Plastizität der Organe schafft (auch in „Abnormitäten") Übergänge der sonst scharf geschiedenen Organformen.

Überdies ist eine Analyse der Blattentwicklung die unumgängliche Voraussetzung für eine Analyse der gerade bei *Pulsatilla* besonders aufschlußreichen Vererbungsweise von Blattmerkmalen.

Fig. 2 gibt eine für alle Abschnitte gemeinsame Bezeichnungsweise der einzelnen Blattfiedern.

Soweit nicht etwas anderes ausdrücklich vermerkt ist, beziehen sich die Angaben auf *Anemone Pulsatilla* L. (= *Pulsatilla vulgaris* Mill.). Bedeutsame Abweichungen der übrigen Vertreter der Untergattung *Pulsatilla* bzw. der ihr nahezu entsprechenden Sectio *Campanaria* Endl. sind jeweils aufgeführt. Bei der Blattschilderung steht die Umrißgestaltung im Vordergrund.

I. Die ontogenetische Entwicklung des Laubblattes.

Wir stellen die Ontogenie des Laubblattes voran, weil das Laubblatt den kompliziertesten Umriß aufweist und weil seine fiedrige Gestalt in den verschiedensten „Entwicklungs"fragen eine große Rolle spielt. Bei der Schilderung der Blattfolge im Abschnitt III (S. 437 ff.) gehen wir auf die Abweichungen in der Gestaltung der übrigen Phyllome ein.

A. Methoden.

Die Hauptuntersuchungen wurden an Winterknospen angestellt. In den oberen Blattachseln der im kommenden Frühjahr austreibenden Blütensprosse (vgl. Fig. 13 u. 14) befinden sich Laubknospen von etwa 5—15 mm Länge. Unmittelbar an diesem frischen Material lassen sich sowohl der Vegetationspunkt wie die allerjüngsten Blattstadien präparieren und beobachten. Um die Form dieser Blätter vollständig kennenzulernen, wurden sie von verschiedenen Seiten mit dem Zeichenapparat gezeichnet. Die Folgereihe der Entwicklungsstadien innerhalb der Knospen bzw. der Rhythmus der Plastochronausgliederung wurde nach der Methode Askenasys bzw. Schüepps (vgl. Schüepp 1933 u. 1938) festgelegt.

Wenn das Blatt mehr als zwei Fiederpaare ausgegliedert hat, ist seine unmittelbare Beobachtung kaum mehr möglich. Einerseits ist das Blatt in der Knospenlage derart stark gefaltet (Fig. 8), daß die dicht zusammengedrängten Fiedern einer unmittelbaren mikroskopischen Beobachtung nicht mehr zugänglich sind. Andererseits entwickelt sich nach Ausgliederung des 2. Fiederpaares (Fig. 3 E) eine dichte und lange Behaarung, die schon bei etwa 5 mm langen Blättern die Hälfte und mehr der Blattlänge ausmacht. Diese Behaarung erschwert die Präparation und verhindert einen klaren Einblick in die Gestalt des Blattaufbaues.

Infolgedessen mußten für die Darstellungen der über 0,4 mm langen Blätter Serien von Mikrotomschnitten[1]) herangezogen werden. Diese Querschnitte wurden in üblicher Weise mit dem Zeichenapparat gezeichnet und hieraus die Blattformen rekonstruiert (vgl. z. B. Fig. 4—5). Zur besseren Vergleichsmöglichkeit wurde das Blatt dabei ausgebreitet dargestellt; die Behaarung wurde nicht berücksichtigt. Bei stärker gegliederten Blättern überdecken sich die Fiedern teilweise, wodurch die Übersichtlichkeit der Darstellung leidet. So wurden für die vergleichende Darstellung der älteren Blattstadien lediglich die verschiedenen Blattachsen schematisiert wiedergegeben (Fig. 7). Die Schilderung der Blattanatomie (S. 428ff. und Fig. 10) erfolgte nach Serien von Handschnitten.

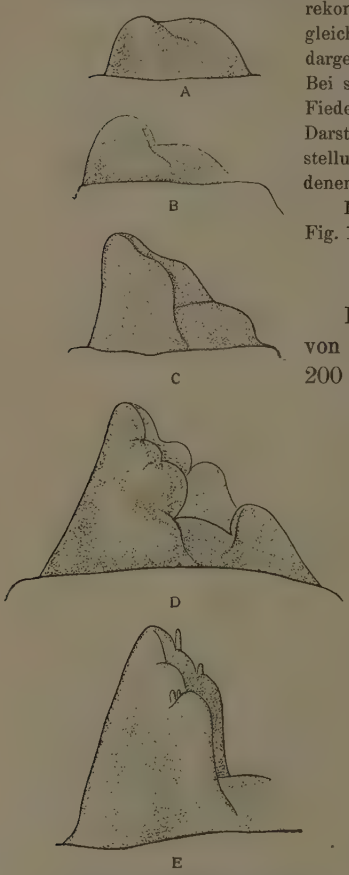


Fig. 3. 5 Stadien der jüngsten Blätter mit Vegetationspunkt von frischem Material präpariert. November 1938. Vergr. 65mal.

B. Vegetationspunkt und Plastochron[2]).

Der Vegetationspunkt ist eine flache Kuppe von etwa 300—350 μ Durchmesser und 150 bis 200 μ Höhe. Er wechselt seine Gestalt mit der Ausgliederung von Blättern, die zunächst in der für Ranunculaceen üblichen Weise als unbedeutende Emporwölbungen des Vegetationspunktes erscheinen (Fig. 3 A und unten S. 423). Der Zusammenhang dieser Blattprimordien mit dem Vegetationspunkt wird am deutlichsten in einer Serie aus Querschnitten durch eine Blattknospe in Höhe des Vegetationspunktes (Fig. 5). Es zeigt sich hier und in der unmittelbaren Beobachtung, wie der Vegetationspunkt vom scheidenförmigen Blattgrund der ansitzenden Blätter umhüllt wird.

Der Vegetationspunkt gliedert die Laubblätter in spiraliger Stellung mit ungefähr Limitdivergenz der Hauptreihe $= 137^1/_2{}^0$ aus. Der Gestaltunterschied zwischen zwei aufeinanderfolgenden Blättern, also die Blattumbildung innerhalb eines Plasto-

1) Frau Dr. G. Maier, geb. Mittmann, danke ich für Mitarbeit durch Herstellung und selbständige Auswertung geeigneter Schnittserien. Ebenso danke ich Frl. Dr. Chr. Rosenthal für die Überlassung von Blütenpräparaten und für vielfache Mitarbeit bei der anatomischen Bearbeitung der Pulsatillenblätter und der Karpelle.

2) Über den Begriff des „Plastochrons" vgl. Schüepp 1938.

chrons (vgl. Schüepp), ist erheblich. Wenn ein neues Blatt ausgegliedert wird, ist das nächstjüngste Blatt mindestens schon 300 μ lang und besitzt meist schon zwei Paar Seitenfiedern. Die weitere Entwicklung in den folgenden Plastochronen gibt die nachstehende Tabelle wieder:

Tabelle 1.

Blattwachstumsmessungen am Vegetationspunkt von 18 Sproßknospen (I—XVIII) in Millimetern, 19. II. 39 (Plastochronbestimmung). (Jeweils von 2 möglichst übereinstimmenden Knospen wurde ein Durchschnittswert errechnet.)

I/II	III/IV	V/VI	VII/VIII	IX/X	XI/XII	XIII/XIV	XV/XVI	XVII/XVIII	
1,8	1,4	1,1	1,0	1,0	0,8	0,8	—	0,7	Jüngstes Blatt[1])
2,8	2,2	1,9	2,1	2,2	1,9	1,5	1,3	1,2	Zweitjüngstes Blatt
5,2	5,5	5,1	4,7	5,0	4,0	4,7	2,5	2,2	Drittjüngstes Blatt
7,5	8,7	8,0	7,7	7,5	7,5	6,0	5,5	5,5	Viertjüngstes Blatt
11,7	13,2	12,7	12,7	11,5	11,2	10,0	10,5	8,7	Fünftjüngstes Blatt
18,7	18,0	17,2	19,5	16,8	16,3	15,8	16,0	14,5	Sechstjüngstes Blatt

Die Tabelle zeigt auffallende Unterschiede in den Werten für die verschiedenen Knospen. Die Größenunterschiede verdienen eine eingehendere Untersuchung, da sie offensichtlich mit dem Zustand (bzw. der Stellung) der betreffenden Knospen zusammenhängen. An kräftigeren Knospen sind die Größen-

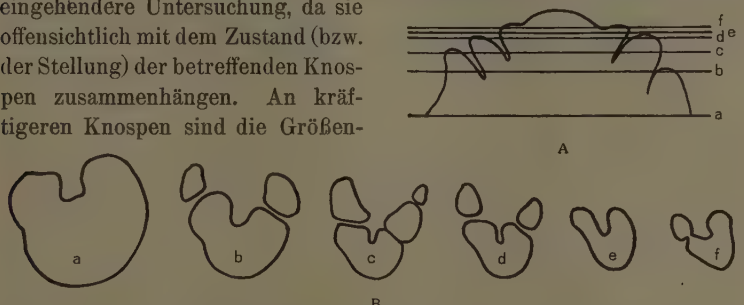


Fig. 4. A Junges Blatt, aus einer fortlaufenden Serie von Mikrotomquerschnitten konstruiert. B Die dazugehörigen Querschnitte (a—f). (Nach Zeichnung von G. Maier.)

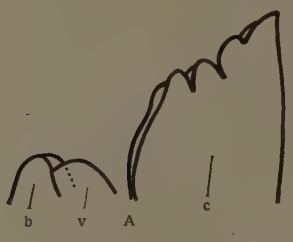
unterschiede zwichen den aufeinanderfolgenden Blättern erheblicher als an schwächeren Knospen.

C. Embryonalentwicklung der Laubblätter.

Der verhältnismäßig hoch am Vegetationspunkt erscheinende Blatthöcker (Fig. 3 A) verbreitert sich rasch zu einem sichelförmigen Wulst.

1) Da um diesen Zeitpunkt in den Knospen noch jüngere Blattanlagen vielfach fehlen (die hier gemessenen Blätter sind im vorausgehenden Herbst angelegt vgl. Fig. 3), wurden in die Tabelle einheitlich als „jüngstes Blatt" die deutlich entwickelten Blattanlagen von mindestens 0,7 mm Länge aufgenommen. Die Blattlänge wurde dabei jeweils einschließlich der Behaarung gemessen.

Dieser umfaßt mit seiner Basis ein Drittel bis über die Hälfte des Vegetationspunktes (Fig. 3 B). Auf diesem Stadium ist das Primordialblatt (wie allgemein bei geteilten Blättern, vgl. Mercklin, Eichler, Schrödinger u. a.) noch völlig ungeteilt. Jedoch läßt sich bei *Pulsatilla* relativ früh ein Gegensatz erkennen zwischen dem (den Vegetationspunkt umfassenden) Blattgrund und dem Oberblatt, welches später die Spreite liefert. (Der Stiel differenziert sich aus dem Grenzabschnitt.)



Bildung der Blattspreite. Wir verfolgen die schon anderweitig eingehend diskutierte Reihenfolge, in der die Blattglieder auftreten, sowie die an der Spreiten-

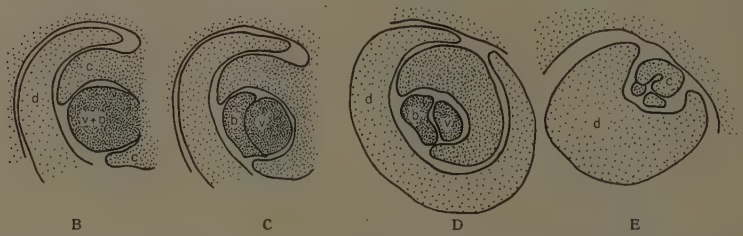


Fig. 5. A Vegetationspunkt (v) mit jüngstem noch ungegliedertem Blatt (b) und einem wenig gegliederten Blatt (c) aus Querschnitten rekonstruiert. B—E Entsprechende Querschnitte durch eine Blattknospe in verschiedener Höhe. v = Vegetationspunkt, b = jüngstes ungegliedertes, c = nächst älteres Blatt, d = ältestes Blatt. (Nach Zeichnung von G. Maier.)

bildung beteiligten Gewebe. Nach der Reihenfolge der ausgegliederten Fiedern unterscheidet man bekanntlich unter den geteilten Blättern den

akropetalen Typ (= basifugaler Typ nach Eichler u. a.), bei dem die Teile gleicher morphologischer Ordnung[1]), von der Basis beginnend und nach oben folgend, ausgegliedert werden (Fig. 24, arabische Zahlen). Ferner den

basipetalen Typ. Bei ihm werden in der umgekehrten Reihenfolge zuerst die gegen die Spitze zu liegenden Teile ausgegliedert. Es folgen die mehr basalen Teile.

Beide Typen sollen bei den Ranunculaceen vorkommen.

Dazwischen vermittelt die „divergente" Entwicklung. Eichler hat sie schon, besonders für die Compositen und Cruciferen, aufgezeigt.

1) Zum Beispiel die Serie von Fiedern I. Ordnung.

Zuerst gliedern sich mittlere Seitenfiedern aus, daran schließen sich in aufsteigender und absteigender Ordnung die übrigen an.

Die *Pulsatilla*-Blätter gehören eindeutig zur Gruppe der akropetal sich entwickelnden Blätter. Das haben im Prinzip schon frühere Autoren, wie Goffart 1902 und Schrödinger 1914, S. 47, für solche „pinnate" Ranunculaceen-Blätter angegeben.

Die in der Literatur (z. B. bei Schrödinger l. c. und Troll 1935) immer wieder auftauchende Behauptung, es gäbe auch basipetal sich ausgliedernde Ranunculaceenblätter, ist — wenn wir die Blätter im phylogenetisch-morphologischen Sinne vergleichen — unzutreffend. Wir kommen auf diese Frage noch zurück (vgl. S. 480). Es sei aber gleich betont: bei solchen Vergleichen verschiedenartiger Blätter kann man selbstverständlich nur Fiedern morphologisch gleicher Rangstufen vergleichen! Man kann z. B. nicht die „akropetale" Reihe der Fiedern I. Ordnung bei *Pulsatilla* vergleichen mit der „basipetalen" Serie der voneinander abhängigen Fiedern I., II., III., IV. und folgender Ordnung (Fig. 24). Die letztgenannte Serie

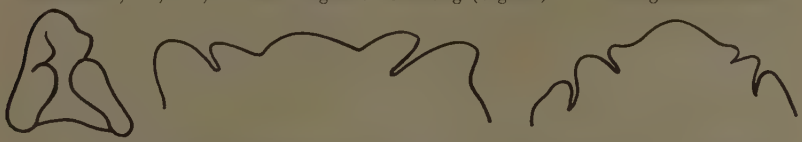


Fig. 6. 3 junge Blätter aus Querschnitten rekonstruiert. (Nach Zeichnung von G. Maier.)

wird bei allen Ranunculaceen-Blättern, auch bei *Pulsatilla*, basipetal ausgegliedert. Für eine Gruppierung der Blatt-Typen muß man sich darum über die morphologische Gleichwertigkeit der Glieder der Blätter unbedingt einig sein. Eine morphologische Gleichwertigkeit läßt sich aber nur auf Grund klarer phylogenetischer Erkenntnisse eindeutig entscheiden (vgl. unten S. 480 ff.).

Die ersten Fiedern erscheinen als Ausgliederungen des Flügelrandes am Oberblatt, wenn das Primordium etwa 200 μ lang geworden ist. Auf diesem Stadium und auf den folgenden Stadien ist das Blatt noch erheblich breiter als lang (vgl. Fig. 6). Im allgemeinen erscheinen die Fiedern ungefähr paarig, d. h. beide Partner eines Fiederpaares entstehen zur selben Zeit und auf gleicher Höhe. Aber genau wie an den fertigen Blättern die Hauptachse gelegentlich wechselständig gefiedert ist (Fig. 23 B), finden wir auch in den Jugendstadien der Laubblätter gelegentlich Abweichungen von einer strengen Paarung.

Ebenso wie das ganze Blatt erscheint auch jede einzelne Fieder zunächst als ungeteiltes Ganzes. Sie bleibt im allgemeinen in diesem ungeteilten Zustand, solange das nächstfolgende Fiederpaar noch nicht ausgegliedert ist. Daher haben die Blätter mit zwei Fiederpaaren regelmäßig noch keine Fiedern höherer Ordnung (vgl. Fig. 3 D). Blätter mit 3 Paar Fiedern (Fig. 3 E, 6 B, 7 F—I) tragen bald Fiedern

II. Ordnung, bald fehlen diese noch. Spätestens jedoch, wenn vier Fiederpaare angelegt sind, beginnen diese sich ihrerseits in akropetaler Reihenfolge zu gliedern, d. h. Fiedern II. Ordnung auszubilden.

Die *Pulsatilla*-Blätter folgen also nur annäherungsweise der von Eichler 1861, S. 10f., aufgestellten Regel, „daß kein Glied einer höheren Ordnung früher angelegt wird, ehe alle Glieder der nächst-

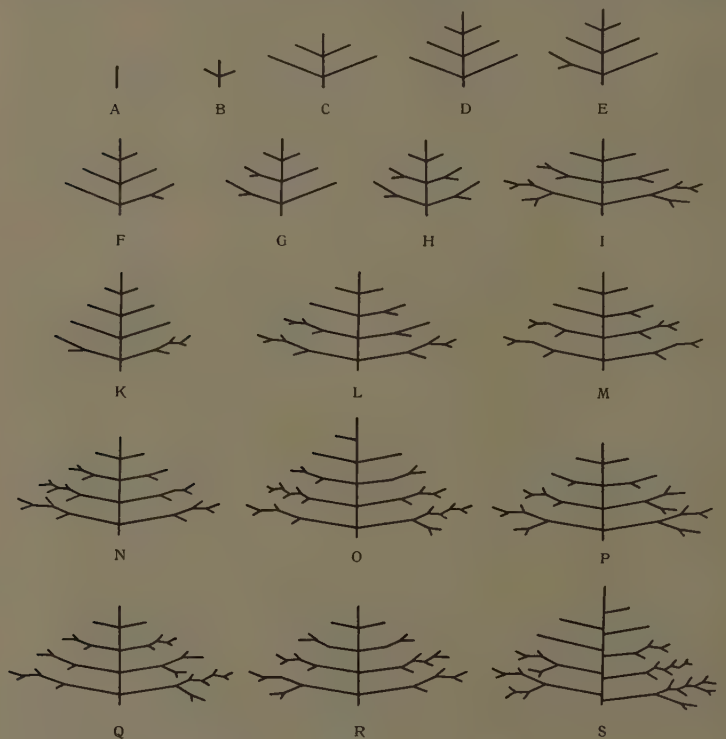


Fig. 7. Entwicklung der Fiederung an jungen Blättchen, schematisiert. (Nach Zeichnung von G. Maier.)

niederen Ordnung angelegt sind". Meist haben die Blätter von *Anemone Pulsatilla* 4—6 Fiederpaare I. Ordnung (bei der ssp. *grandis* ist die Zahl durchschnittlich 4—5, bei der ssp. *germanica* 5—6). Von diesen werden — entgegen der Eichlerschen Regel — die 4. und folgenden Fiederpaare erst angelegt, nachdem die basalen Fiedern I. Ordnung sich weiter gegliedert haben. Immerhin entspricht die

Ontogenie des Pulsatillenblattes dem — für unsere vergleichenden Betrachtungen wesentlichen — Grundgedanken Eichlers, daß die Fiedern niederer Ordnung sich mit einem erheblichen Vorsprung vor den Fiedern höherer Ordnung entwickeln.

Die Sekundärfiederung beginnt regelmäßig auf der basalen Seite einer der beiden basalen Fiedern I. Ordnung. D. h. die älteste Fieder II. Ordnung ist das dem Blattstiel benachbarte Basalfiederchen. Zahlreiche daraufhin untersuchte Blätter zeigten keinerlei Ausnahmen.

Dagegen sind andere Unregelmäßigkeiten nicht selten. So tritt die Sekundärfiederung häufig in den beiden Blatthälften nicht gleichzeitig auf. Vielmehr erscheint die eine Hälfte in der Entwicklung bevorzugt. Es wurden Blätter beobachtet (vgl. Fig. 7 G), die rechts überhaupt keine Sekundärfiederchen entwickelt hatten, aber links schon zwei, oder umgekehrt. Im übrigen schreitet auch die Sekundärfiederung im allgemeinen akropetal fort.

Eine weitere Unregelmäßigkeit betrifft die Sekundärfiederfolge innerhalb derselben Fieder. Im großen und ganzen entstehen zwar die Sekundärfiedern gleichfalls akropetal, also alternierend. Als gar nicht seltene Ausnahme wird aber gelegentlich auch eine Sekundärfieder verzögert, es folgen also auf derselben Seite zunächst zwei Fiedern unmittelbar aufeinander (vgl. Fig. 7 M, Q u. R). Als Regel eilen an den unteren Fiedern I. Ordnung die basiskopen Fiedern II. Ordnung in der Entwicklung voran, so daß also auf der akroskopen (anadromen) Seite Lücken entstehen (Fig. 7 M u. N). Umgekehrt eilen bei den oberen Fiedern I. Ordnung die oberen Fiedern II. Ordnung in der Entwicklung voran, die Lücken finden sich auf der unteren Seite (Fig. 7 R).

Diese Unregelmäßigkeiten hängen wohl mit der Raumknappheit innerhalb der Knospen zusammen. Bezeichnenderweise werden ja im allgemeinen diejenigen Fiedern II. Ordnung in der Entwicklung gehemmt, die nach dem Blattinnern schauen, während die gegen den freien Blattrand hin gerichteten Fiedern sich relativ beschleunigt entwickeln. Ich vermute aber für diese ungleiche Hemmung keine unmittelbare mechanische Beeinflussung, sondern eine entsprechende physiologische Lenkung des Entwicklungsprozesses.

Die Faltung der Fiedern, die jeweils einwärts gegen ihre tragende Achse gebogen werden (Fig. 4 und 8), ist ein weiteres Mittel, um die Folgen der Raumknappheit zu überwinden. Die Faltung („Vernation") entspricht dem „*Anemone*-Typ", den Kumazawa 1937,

S. 578, für *Pulsatilla cernua* erwähnt. Sie beginnt schon, wenn die ersten Fiedern erscheinen (Fig. 4). Das Blatt wird als Ganzes um seine Rhachis scharf nach einwärts gefaltet. Diese Einfaltung wiederholt sich bei den Fiedern I. und folgender Ordnung (Fig. 8 A und 8 B). Alle verzweigten Systeme sind jeweils um ihre tragende Achse einwärts geschlagen. Auch die Fiedern letzter Ordnung bilden innerhalb der Knospe entsprechend eine Rinne. Infolge dieser Einfaltung kann innerhalb des engen Knospenraumes die Blattfläche und ihre Gliederung schon weitgehend vorbereitet werden.

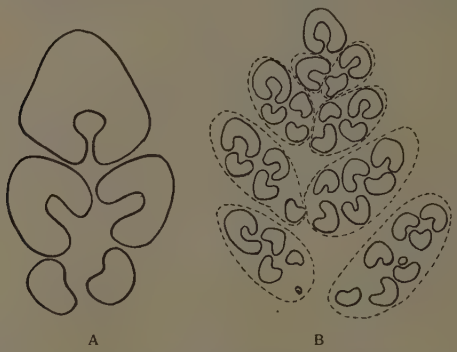


Fig. 8. Querschnitte durch junge Blätter; Vernation. A Mit Fiedern I. Ordnung, B mit Fiedern I. und II. Ordnung, sowie Beginn der Fiederung III. Ordnung. (Nach Zeichnung von G. Maier.)

Die Fiederung III. Ordnung beginnt am untersten Fiederpaar, und zwar auf der katadromen Seite der katadromen Basalfieder II. Ordnung. Es wiederholt sich also immer wieder das Voraneilen der katadromen Blatteile. Im übrigen schreitet die Ausbildung der Fiedern III. Ordnung akropetal weiter; d. h. einerseits folgen die innerhalb einer Fieder II. Ordnung angelegten Fiedern im großen und ganzen in akropetaler Reihenfolge. Andererseits folgt auf die 1. Fieder III. Ordnung an der Basalfieder meist die 1. Fieder III. Ordnung an der nächst höheren Fieder I. Ordnung usf.

D. Histologische Entwicklung.

Die Zahl der Fiederblätter, welche bisher auf ihre histologische Entwicklung untersucht sind, ist noch gering, wie auch Foster kürzlich (1937, S. 358ff.) festgestellt hat: Darum will ich meine Untersuchungen kurz mitteilen, obwohl sie auf diesem Gebiete nichts grundsätzlich Neues bringen.

Die *Pulsatilla*-Blätter stimmen in ihrer histologischen Differenzierung mit dem von Foster geschilderten Entwicklungsgang des *Carya*-Blattes überein. Das heißt abgesehen vom Dermatogen, das das ganze Primordium überzieht, beteiligt sich an der Fiederausgliederung jeweils nur die subepidermale Schicht.

Diese subepidermale Schicht bildet unter dem emporgewölbten Dermatogen eine Art Scheitelzelle aus, die das Blattinnere liefert, und die manchmal durch ihren relativ großen Kern auffällt (Fig. 9).

II. Die Gestaltfolge eines Laubblattes in den Querschnitten von der Basis bis zur Spitze.

Die Veränderung, die wir hier beschreiben, ist die Veränderung des Bildes, das uns entgegentritt, wenn wir die Querschnitte eines Blattes von seiner Basis, also von seiner Anheftungsstelle ab, bis zur äußersten Spitze des Oberblattes verfolgen.

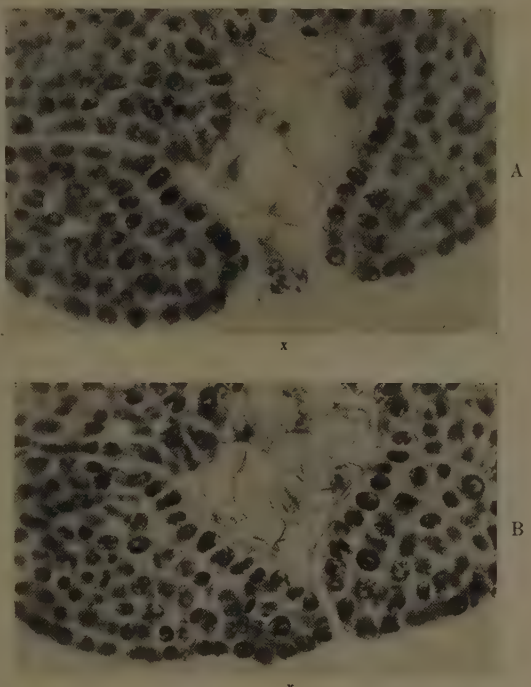


Fig. 9. Ausbildung eines Fiederchens II. Ordnung am Fieder I. Ordnung. A der höhere, B der zugehörige tiefere Schnitt. Bei x das Fiederchen II. Ordnung. Vergrößerung: 340mal.

Streng genommen handelt es sich bei dieser Bildfolge um keinen Entwicklungsvorgang. Es ist in der Morphologie aber üblich, hier von „Veränderungen" u. dgl. zu sprechen, bzw. diese Bildfolge in Beziehung zu setzen zu anderen eindeutigen Entwicklungsvorgängen (vgl. zum Beispiel unten S. 435). Trotz erheblicher Bedenken will ich die übliche Nomenklatur beibehalten[1]). Aber es scheint mir wichtig, ausdrücklich zu betonen, daß solche Bezeichnungen wie „Veränderungen" nur symbolisch für die Abwandlung des Querschnittsbildes zu verstehen sind.

Bei unserer Darstellung wollen wir uns auf jene Symmetrieänderungen beschränken, die sich in der Anatomie, insbesondere in der Anordnung der Leitbündel äußern. Denn diese Symmetrieverhältnisse haben in der bisherigen „vergleichenden" Betrachtung der Phyllome eine erhebliche Rolle gespielt.

1) Wegen der sachlichen Berechtigung, solche Bildfolgen als „Entwicklung" des Vegetationspunktes aufzufassen, vgl. unten S. 437. Nur ist bei den Blattquerschnitten die Reihenfolge der ontogenetischen Entwicklung etwas gestört. Die heutigen Blätter mindestens der meisten Angiospermen entwickeln sich ja nicht mehr genau akropetal.

Allgemein gesehen, besteht folgende Problematik:

Für das Blatt gilt als Unterscheidungsmerkmal gegenüber den Achsen die dorsiventrale Blattstruktur, die (abgesehen von der normalen Abflachung) in der Regel eine deutliche Ober- und Unterseite unterscheiden läßt. Man bezeichnet diese typisch dorsiventralen Blätter darum auch als „bifazial". Nun gibt es daneben radiärsymmetrische Blätter (wie die Rundblätter bei *Allium*, *Juncus* und anderen Monokotylen), sowie radiäre Blatteile (wie die Blattstiele von Ranunculaceen und vielen anderen Dikotylen). Die radiäre Symmetrie drückt sich insbesondere in einem radiären Kranz von Leitbündeln aus.

Es gibt morphologische Richtungen, die bezeichnen solche Rundblätter und radiär-symmetrischen Blatteile als „unifazial": Die eine Seite des Blattes, z. B. die Oberseite, sei ausgefallen. Leider steckt in dieser Bezeichnung einer „ausgefallenen" Oberseite wieder die weitverbreitete Unklarheit der „vergleichenden" Morphologie. Das heißt, wir stehen wiederum vor dem Problem: Auf welchen Entwicklungsvorgang bezieht sich die Behauptung eines „Ausfalls" einer Seite?, auf eine ontogenetische oder auf eine phylogenetische Abwandlung? oder auf eine Bildfolge, etwa der Querschnitte innerhalb des betreffenden Blattes?

Wir werden, wie erwähnt, in diesem Abschnitt auch die Querschnittsfolge erörtern und auf die vielfach in die Bezeichnung „unifazial" eingeflochtenen phylogenetischen Probleme unten S. 434ff. eingehen.

Dadurch, daß der Blattstiel bei *Pulsatilla* radiär ist, haben wir im Blatt drei — kontinuierlich miteinander verbundene — Abschnitte:

A. den dorsiventralen Blattgrund,

B. die radiären Abschnitte des Stieles sowie der im Oberblatt liegenden und bemerkenswerterweise gleichfalls weitgehend radiären Rhachis,

C. die dorsiventralen Blattflächen des Oberblattes.

A. Der dorsiventrale Blattgrund.

Der Blattgrund ist anatomisch dorsiventral als unmittelbare Folge seiner Auszweigung aus der tragenden Achse (Fig. 10A und B). Die adaxiale Blattseite verlängert ja gewissermaßen das zentrale Achsengewebe, während die abaxiale Seite das periphere Gewebe der Achse fortsetzt. Zum Beispiel schließen die adaxialen Teile der Blattleitbündel, also die Holzteile, unmittelbar an an die mehr zentral gelegenen Holzteile der Achsenstele. Dagegen schließen die abaxialen Siebteile des Blattes an die mehr peripher liegenden Siebteile der Achse an. Kurz, im Gegensatz zwischen adaxialer und abaxialer Blattseite setzt sich der Gegensatz zwischen Innen und Außen der tragenden Achse fort. Fig. 10A—C machen das wohl ohne weiteres deutlich.

Im einzelnen bildet sich die Blattstele dadurch, daß 9—11 (gelegentlich auch mehr) Leitbündel aus der Eustele der Achse heraustreten. Diese Blattspurstränge biegen zunächst scharf nach außen, laufen aber dann in einem Halbkreis, noch innerhalb der Achsenrinde, schräg nach aufwärts. Ein solcher „Halbkreis" der Blattspurstränge nimmt etwa $^2/_3$—$^3/_4$ der Achsenperipherie ein, was dem stengelumfassenden Bau des Blattgrundes entspricht. In der dicken und kurzen Sproßachse von *Pulsatilla* fehlt eine mechanische Verstärkung der Leitbündel. So bestehen die Blattspurstränge unmittelbar nach ihrem Heraustreten aus der Achsenstele nur aus Siebteil und Holzteil. Doch erhalten sie schon innerhalb der Achsenrinde, oder an der Basis des Blattgrundes, peripherwärts einen mechanischen Belag (Fig. 10 B)[1].

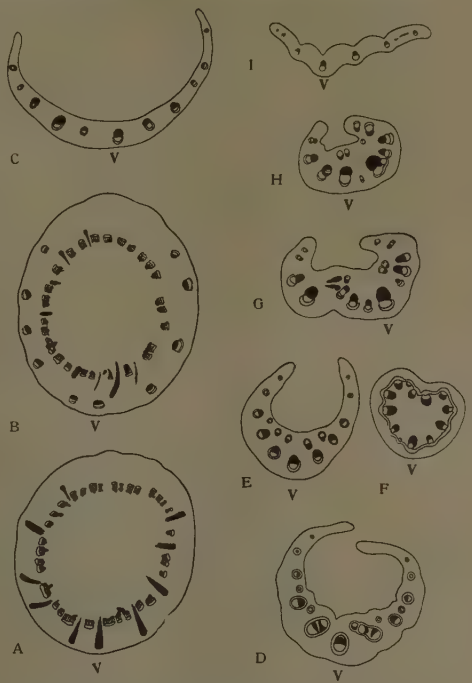


Fig. 10. Folge von Querschnitten durch ein Blatt von *(Anemone) Pulsatilla montana*. A und B Schnitt durch die tragende Achse während der Ausgliederung der Leitbündel, C—E Blattscheide (bei D Abgabe der dorsiventralen Leitbündel), F Blattstiel, G und H Rhachis (G während der Ausgliederung eines Fiederchens nach links), I Fiederfläche an der Spitze. Schwarz = Holzteil, weiß = Siebteil und (peripherwärts) Sklerenchymscheide, **V** = das ventrale Leitbündel.

In einem etwas höheren Achsenniveau wird der Blattgrund dadurch selbständig, daß sich der Rindenteil, der den Blattspurkreis enthält, von der Achse löst. Dabei gliedert sich selbstverständlich auch adaxial eine Epidermis aus.

So entsteht der ungefähr halbmondförmige Querschnitt der zunächst immer noch dorsiventralen Blattscheide. Auch wenn sich der Blattgrund als Blattscheide von der Achse völlig gelöst hat, haben wir zunächst eine einzige (entsprechend

1) Die verschiedenen *Pulsatilla*-Arten unterscheiden sich hinsichtlich dieses mechanischen Belages in charakteristischer Weise (vgl. Zamelis und Paegle).

dem Scheidenquerschnitt eingekrümmte) Reihe von kollateralen Leitbündeln: innen Holzteil, außen Siebteil. Je nach der Größe der Blätter teilen sich die Leitbündel schon in den untersten wenigen Millimetern der Blattscheide[1]), so daß sich an größeren Blättern etwa 5 mm über der Ansatzstelle bis zu 25 Leitbündeln finden. In kleineren Blättern, wie sie Fig. 10 wiedergibt, unterbleibt diese Teilung, bzw. sie beschränkt sich auf die Abspaltung einiger weniger schwacher Adern. Diese kleinen Blätter entsprechen also anatomisch in verschieden starker Ausprägung den Primärblättern (vgl. unten S. 441 ff.).

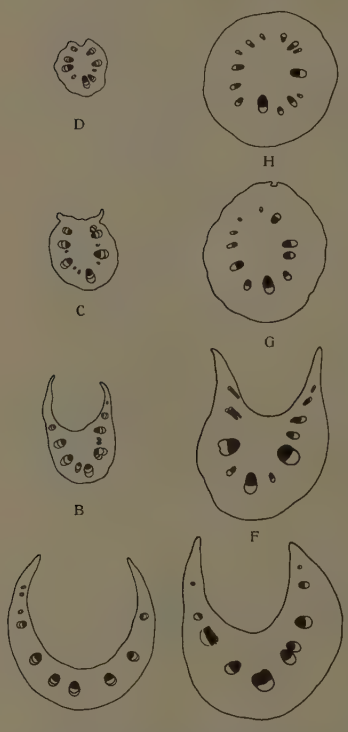


Fig. 11. Folge von Querschnitten durch Blattstiele von A—D *Helleborus guttatus*, E—H *Helleborus niger*.

B. Der Übergang zum radiären Stiel.

Aus der halbkreisförmigen Anordnung der Leitbündel kann sich auf zweierlei Weise der geschlossene Leitbündelkreis, die Eustele eines radiären Blattstieles herausbilden:

Entweder die beiden Flügel des Halbkreises nähern sich derart mit ihren Enden, daß sie sich schließlich in einem Kreis verbinden.

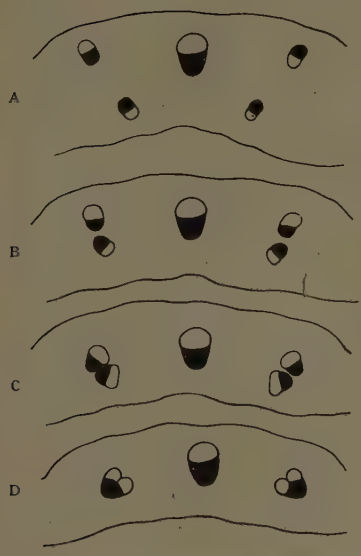
Oder die zunächst einfache Reihe der Leitbündel spaltet sich in zwei Reihen, z. B. indem die Leitbündelreihe der Blattbasis nach innen weitere Leitbündel abgibt.

Beide Möglichkeiten sind bei den Ranunculaceen verwirklicht.

Der erste Fall, daß durch Zusammenschluß der Flügel eines Halbkreises ein geschlossener Kreis gebildet wird, ist von Schrödinger 1914 für *Helleborus*- und *Ranunculus*-Arten beschrieben worden. Ich kann seine Angaben bestätigen (Fig. 11).

Für diesen Fall kann man (im Sinne der Querschnittsfolge von unten nach oben) tatsächlich von einem „Ausfall" der Oberseite sprechen. Konsequenterweise müßte allerdings eine solche Bezeichnung auch für

1) Namentlich kleinere Leitbündel verschmelzen auch durch Anastomosen.



die meisten Seitenachsen angewendet werden. Denn auch bei Seitenachsen folgt in gleicher Weise auf ihre dorsiventrale Basis durch Zusammenschluß einer halbkreisförmigen Stele eine kreisförmige Eustele[1]).

Bei *Pulsatilla* ist dagegen die zweite Möglichkeit verwirklicht. Schon im scheidigen Teil des Blattgrundes spalten sich von den Leitbündeln, die rechts und links neben dem medianen Leitbündel liegen, neue Leitbündel in adaxialer Richtung ab (Fig. 10D). Diese Abspaltung vollzieht sich in ähnlicher Weise, wie das Watari 1936 für *Acer*-Blattstiele geschildert hat. Die sich teilenden Leitbündel drehen

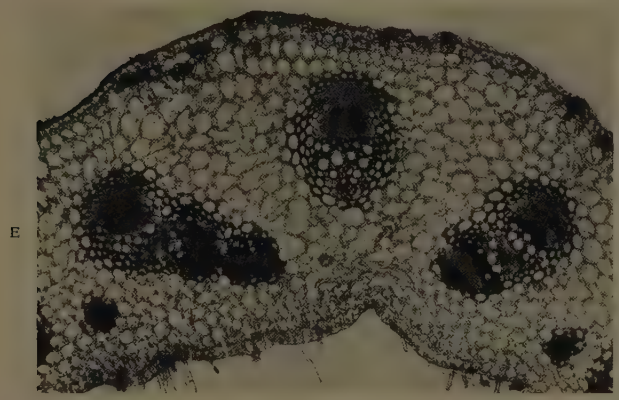


Fig. 12. *(Anemone) Pulsatilla montana.* Zentraler Teil der Blattscheide während der Leitbündelteilung. A—D 4 von oben nach unten aufeinanderfolgende Stadien etwas schematisch vereinfacht, E entsprechende Photographie.

sich nahezu um 90°, so daß ihr Siebteil annähernd gegen die Blattmitte zu schaut (Fig. 12). Dann weicht die abaxiale und die adaxiale Partie des Leitbündels auseinander. Die abaxiale Partie dreht sich

1) Vgl. unten S. 436.

wieder zurück und ist damit wieder in die Reihe der von der Blattbasis ausgehenden Leitbündel eingerückt. Die adaxiale Partie dagegen setzt als selbständiges Leitbündel die Drehung fort, bis sie nach einer Gesamtdrehung um 180° invers zur Ausgangslage kommt. Das heißt, da an beiden Flanken des Blattgrundes die Formveränderungen sich ungefähr spiegelbildlich gleichen, erhalten wir einen aus zwei bis vier (oder sechs) Leitbündeln bestehenden Innenbogen adaxialer Leitbündel. Die Leitbündel in den Flanken der Blattscheide bleiben zunächst im allgemeinen einigermaßen unverändert, gliedern aber höher oben in ähnlicher Weise Leitbündel ab.

Die weitere Entwicklung zur radiären Gestalt des Blattstieles ist ziemlich einfach. Die medianen Partien des Blattstieles schwellen mehr und mehr an, bis der Stielquerschnitt einigermaßen kreisförmig wird (Fig. 10 E). Auch wird durch Anastomosen und Verschmelzungen die Zahl der Leitbündel im Innenbogen verändert, wobei meist gleichfalls ein medianes Leitbündel herausdifferenziert wird.

So enthält schließlich der Blattstiel eine typische Eustele bzw. einen geschlossenen Kreis kollateraler Leitbündel, die ganz in der für Dikotylen üblichen Weise jeweils ihren Holzteil gegen das vom Mark erfüllte Zentrum und ihren Siebteil gegen die Peripherie kehren. Lediglich eine schwache Furche bleibt als Kennzeichen der Dorsiventralität der Blattscheide übrig (Fig. 10 F).

So auffällig der radiäre Bau dieses Blattstieles ist, — selbst aus dem Ablauf der Querschnittsfolge läßt sich für den *Pulsatilla*-Blattstiel nicht die Bezeichnung eines „Ausfalls" der Oberseite rechtfertigen. Die medianen adaxialen Leitbündel sind ja nicht wie beim *Helleborus*-Typ die zusammengeneigten Flankenleitbündel. Sondern es handelt sich hier um Leitbündel, die sich von abaxialen Leitbündeln aus der Mitte der Blattscheide abgespalten haben. Bemerkenswert ist dabei, daß eine solche Abgliederung bereits in einem Querschnitt erfolgt, der als Blattscheide im Umriß noch ausgeprägt dorsiventral gestaltet ist (Fig. 10 D).

Weitgehend unabhängig von dieser anatomischen Feststellung bleibt die phylogenetische Frage, ob in der radiären Struktur des Blattstieles ein phylogenetisch primitiver Zustand gesehen werden kann, oder ob man nicht doch im phylogenetischen Sinne den Stiel als „unifazial", als unter Ausfall der Oberseite radiär geworden, auffassen muß. Obwohl wir hier keineswegs schon die phylogenetischen Entscheidungen vorwegnehmen wollen, müssen wir die Frage gleich

erörtern, weil solche Schlüsse auf Querschnittsfolgen, wie wir sie geschildert haben, aufbauen.

Die Goebelschule unterstreicht die von uns auch für *Pulsatilla* gezeigte Tatsache, daß radiäre Blattorgane (wie die Rundblätter von *Allium*, *Juncus* usw., sowie die Blattstiele der Ranunculaceen) „zuerst", d. h. am Blattgrund, dorsiventral gebaut sind. Aus diesem Grunde seien die genannten, namentlich in der Anatomie radiären Bildungen „Abwandlungen" eines dorsiventralen bzw. „bifazialen" Zustandes[1]). Gewiß, solche Äußerungen sind meist in einem „idealistisch-morphologischen" Sinne, also nicht zur Schilderung eines naturgegebenen Entwicklungsvorganges getan worden; wir brauchten auf sie daher gar nicht einzugehen. Nachdem aber Troll 1935ff., S. 46ff., in sehr scharfen Worten auf Grund solcher ontogenetischer Beobachtungen phylogenetische Ansichten, z. B. von mir, abgelehnt hat, müssen diese Ansichten auch unter rein genetischen Gesichtspunkten erörtert werden. Denn selbstverständlich kann man eine phylogenetische Ansicht nur durch eine andere phylogenetische Ansicht bekämpfen und ersetzen.

Nehmen wir zunächst noch einmal an, es handle sich bei solchen Organfolgen, bzw. bei anatomischen Folgen wie den Querschnittsbildern eines Blattgrundes, eines Blattstieles usf., um einen „Entwicklungs"-vorgang, wie es die Bezeichnung: „zuerst" (d. h. an der Basis) hat das Blatt diese, „dann" (also weiter oben) hat es jene Gestalt, nahelegt. Sehen wir also davon ab, daß die zeitliche Reihenfolge, in der die verschiedenen Blatteile ausdifferenziert werden, keineswegs streng akropetal ist — eine Abweichung, die übrigens nach meiner Auffassung einen phylogenetisch abgeleiteten Zustand darstellt. Wenn wir uns aber auf diesen von der „vergleichenden" Morphologie gewählten Standpunkt stellen, so könnte irgendein Befund einer Bildfolge nur dann einen phylogenetischen Schluß rechtfertigen, wenn wir auf unseren Fall ein „Biogenetisches Grundgesetz" im erweiterten Sinne anwenden dürften. Das heißt, wir könnten auf Grund irgendeiner Bildfolge der Blattquerschnitte höchstens dann mit Troll eine phylogenetische Ansicht als „oberflächlich", „vorschnell" u. dgl. ablehnen, wenn wir folgenden Grundgedanken für richtig oder mindestens wahrscheinlich ansehen wollten: Die Querschnittfolge des Blattstiels (dorsiventral → radiär) spiegelt den phylogenetischen Werdegang der Phyllome wider.

1) Troll 1935ff., S. 47, sagt z. B.: „Von einem ursprünglich radiären Organ könnte nur unter der Voraussetzung die Rede sein, daß es radiär aus der Sproßachse entspringt." Ganz ähnlich z. B. auch Velenovsky 1905, S. 162.

Damit aber müßte man logischerweise für sämtliche Seitenorgane, z. B. auch für Seitensprosse, für seitenständige Blüten usw. die dorsiventrale Gestaltung als etwas phylogenetisch Ursprüngliches annehmen. Denn alle diese Seitenorgane haben an ihrer Basis eine dorsiventrale anatomische Struktur. Es ist fast selbstverständlich, daß irgendein Organ, das einem anderen ansitzt, an der Basis anatomisch dorsiventral ist[1]). Denn die Oberseite wird immer — wie wir das etwa bei den Leitbündeln (Holzteil!) sehen — als eine adaxiale Seite anschließen an zentrale Teile des tragenden Organes, und die Unterseite wird anschließen an mehr periphere Teile (z. B. Siebteil). In der Dorsiventralität aller pflanzlichen Seitenorgan-Basen wiederholt sich also genau wie beim *Pulsatilla*-Blattgrund der Gegensatz zwischen Innen und Außen der tragenden Achse! Schon dieser Hinweis genügt wohl, um die Unmöglichkeit einer Anwendung des „Biogenetischen Grundgesetzes" auf unser Beispiel aufzuzeigen; denn der Schluß, daß die Sprosse ursprünglich dorsiventral waren, ist offenkundig falsch. Ganz abgesehen davon, daß wir, wie erwähnt, in der Querschnittsfolge des *Pulsatilla*-Blattes überhaupt keinen Hinweis auf einen „Ausfall" der Oberseite finden!

Kurz, auch hier kann der Befund einer ontogenetischen Reihe zunächst nur etwas über diese ontogenetische Reihe selbst aussagen. Weitere, positive Schlüsse, insbesondere über die Phylogenie, müssen den phylogenetischen Methoden überlassen bleiben[2]).

In ganz entsprechender Weise läßt sich zeigen, daß die Behauptung, die Rundblätter von *Allium*, *Juncus* usw. seien durch Ausfall einer Blattseite abgeleitet, unbegründet ist. Die Tatsache, daß auch solche Rundblätter wie die meisten Monokotylenblätter eine scheidige Basis haben, besagt nichts über ihre phylogenetische Ahnengestalt. Näheres zu dieser Frage siehe Zimmermann 1930, S. 342.

1) Schon die Basis der *Rhynia*-Telome ist unmittelbar an der Gabelstelle dorsiventral.

2) Auch sämtliche übrigen Angriffe Trolls l.c. gegen meine phylogenetischen Ansichten sind genau so haltlos. Denn die Angriffe sind nach dem gleichen Schema gebaut: Es wird auf Grund von ontogenetischen oder sonstigen rezenten Gestaltungsbefunden eine morphologische Ansicht aufgestellt, die formal eine Beziehung zu phylogenetischen Ansichten haben könnte, weil sie die Ausdrücke „ursprünglich", „abgeleitet" usw. benutzt, und weil meine phylogenetischen Schilderungen den ontogenetischen oder sonstigen rezenten Befunden nicht völlig entsprechen, werden sie für falsch erklärt. Es wird von Troll aber vollkommen übersehen, daß ontogenetische Befunde nur dann eine phylogenetische Ansicht bestätigen oder widerlegen können, wenn im betreffenden Fall das „Biogenetische Grundgesetz" gilt.

C. Der Übergang zur dorsiventralen Blattspreite.

Streng genommen ist wenigstens die Basis der Blattspreite von *Pulsatilla* keineswegs völlig dorsiventral. Schon äußerlich sieht man, daß die untersten Blattfiedern mit ihrer Ansatzstelle nicht streng in der Gesamtebene der Blattfläche stehen. Sondern sie scheinen viel eher an den Flanken des Blattstieles mit einer gegen die Blattspitze zu gedrehten Oberfläche zu entspringen. Kurz, vom apikalen Ende des Blattstieles strahlen die Teile der Blattfläche gewissermaßen buschig aus.

Anatomisch geht der radiäre Zustand dadurch in den dorsiventralen über, daß die adaxialen Leitbündel zusammen mit den lateralen zu den Seitenfiedern verbraucht werden. Da sich dieser Vorgang schrittweise abspielt, ist die Rhachis zwischen den untersten Fiederpaaren I. Ordnung noch einigermaßen radiär (Fig. 10 H). *Pulsatilla* ist daher eine der wenigen Angiospermen mit radiären Teilen der Blattspreite. Die Abgabe der an der Flanke gelegenen Leitbündel in den Seitenfiedern veranschaulicht Fig. 10 G.

Die eigentlichen Blattflächen sind wie üblich völlig dorsiventral, die Leitbündel also in einer Linie ausgebreitet, mit dem Holzteil gegen die Blattoberseite (Fig. 10 I).

III. Die ontogenetische Blattfolge.

Auch diese Blattfolge (vgl. Fig. 13) ist keine unmittelbar sichtbare Entwicklung, sondern, wie unsere Bezeichnung andeutet, die Bildfolge von nacheinander ausgegliederten Blättern. Trotzdem gebrauchen wir in hergebrachter Weise die Ausdrücke „Entwicklung“ u. dgl. für das Aufeinanderfolgen verschiedenartiger Phyllome.

Die Bezeichnung „Entwicklung“ ist einerseits aus einem theoretischen Grund gerechtfertigt, den wir oben angedeutet haben: Die Veränderung der an der gleichen Achse aufeinanderfolgenden Blattgestalten beruht auf einem wirklichen Entwicklungsvorgang. Sie beruht auf der fortschreitenden Entwicklung des Vegetationspunktes, dessen determinierende Kräfte derart abgewandelt werden, daß eben die verschiedenen Blattgestalten in der geschilderten Serie auftreten. Andererseits erleichtert auch ein praktischer Grund die Aufstellung solcher „Entwicklungsreihen“. Wir vermögen nämlich für die aufeinanderfolgenden Blattgebilde fast beliebig lückenlose Serien aufzustellen. Gewiß, an einer einzelnen Achse „normaler“ Pflanzen beobachten wir in der Regel eine deutliche „Separation“ (vgl. z. B. Zimmermann 1934, S. 209). Das heißt zwischen zwei aufeinanderfolgenden Phyllomen — etwa zwischen den Keimblättern und den Primärblättern, oder zwischen den Hochblättern und den Perigonblättern — ist eine so scharfe Grenze, daß wir im Einzelfall keinen Zweifel haben, ob wir ein Organ der einen oder der anderen Blattkategorie zuordnen sollen. Wenn wir aber eine große Anzahl von *Anemone*-Arten und -pflanzen miteinander vergleichen, so finden wir fast alle nur denkbaren „Übergänge“ (vgl. dazu auch Zimmermann 1934).

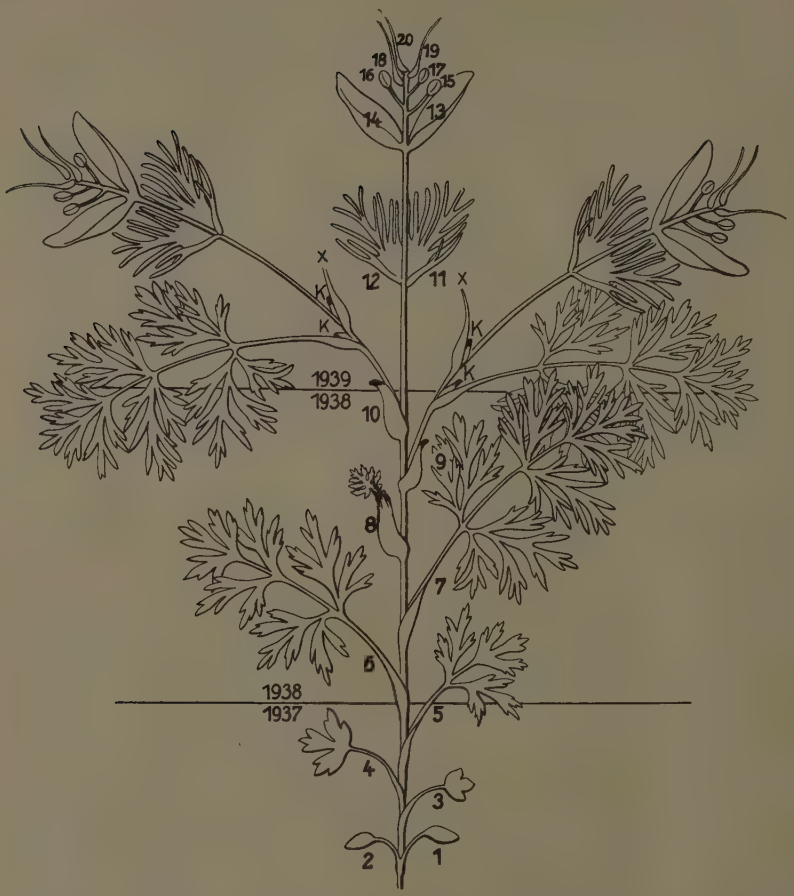


Fig. 13. Blattfolge von *(Anemone) Pulsatilla vulgaris* an der Primärachse. 1 und 2 Kotyledonen, 3—5 Primärblätter, 6 und 7 Laubblätter, 8—10 Schuppen, 11 und 12 Hochblätter, 13 und 14 Perigonblätter, 15—17 Staubblätter, 18—20 Fruchtblätter. Die Horizontalstriche kennzeichnen die Jahresfolge. × nicht gezeichnete Laubblätter, K Knospen, die erst später zur Entwicklung kommen. Durch Streckung der Längsachse und Verringerung der Phyllomzahl (vgl. Text S. 439) etwas schematisch vereinfacht.

Die Blattfolge bei *Pulsatilla* ergibt sich aus einer bei den Angiospermen allgemein verbreiteten Eigentümlichkeit: aus der Arbeitsteilung ihrer Phyllome. Das heißt die Phyllome von *Pulsatilla* treten in einer sehr mannigfaltigen Gestaltung auf. An ein und derselben Achse, nämlich an der schon im Keimling angelegten Hauptachse, werden über-

einander 8—9 sehr verschieden gestaltete Phyllome ausgegliedert. Wir finden bei einem blühenden *Pulsatilla*-Sproß folgende Organfolge (Fig. 13):

Durchschnittliche Normalzahl	Phyllome	
60–130	Fruchtblätter[1]) = Karpelle	= Sporophylle
120–200	Staubblätter = Stamina	= Sporophylle
	Nektarien (Staminodien)	
6	Perigonblätter	
3	Hochblätter (des Involukrums)	
3— 6	Knospenschuppen = Tegmenta	
6— 12	Laubblätter	= Trophophylle
4— 6	Primärblätter	= Trophophylle
2	Keimblätter = Kotyledonen	

Welche entwicklungsphysiologischen Prozesse spielen sich bei dieser Blattfolge ab? Damit, daß der Vegetationspunkt ein und derselben Achse nacheinander verschiedene Phyllome ausgliedert, ändern sich irgendwie periodisch die gestaltenden Bedingungen in der Knospe der betreffenden Achse. Die Bedingungen sind ja natürlich andere bei der Ausgliederung der Laubblätter als bei der Ausgliederung der Knospenschuppen und als bei der Ausgliederung der Staubblätter. Solche Unterschiede der Bedingungen könnten Unterschiede der Umwelt oder Unterschiede der gestaltenden Kräfte des Vegetationskegels sein. Da die Ausgliederung der verschiedenartigen Phyllome weitgehend mit der Jahreszeit zusammenhängt (beispielsweise die Phyllomserie von den Knospenschuppen aufwärts wird im Sommer eingeleitet), könnte man zunächst an eine unmittelbare Wirkung der Umwelt (des Klimas u. dgl.) denken. Man könnte daran denken, daß ein Wechsel der Umwelt unmittelbar die Unterschiede der Blattgestaltung bedingt.

Eine einfache Beobachtung zeigt aber, daß diese Erklärung nicht zutreffen kann. *Pulsatilla* hat nämlich nicht nur Hauptachsen, sondern auch Achsen II., III., IV. und folgender Ordnung. Auch unter den gleichen Umweltsbedingungen verhalten sich diese Achsen verschieden — ganz abgesehen von den individuellen Unterschieden verschiedener Versuchspflanzen. Beispielsweise liefern die Hauptachsen (vgl. Fig. 14) im allgemeinen schon früher Blütenphyllome, während die Nebenachsen noch Laubblätter ausgliedern.

Die Differenzen der gestaltenden Einflüsse können also nicht unmittelbar[2]) in der Umwelt liegen, sondern gehen vom Vegetations-

1) Wegen der Bezeichnung vgl. unten S. 447ff.

2) Über die mittelbare Beeinflussung der Phyllomgestalt bei *Pulsatilla* durch die Umweltfaktoren vgl. Goebel 1880 und Zimmermann 1934 sowie unten S. 440.

kegel aus. Nach unserer gesamten Kenntnis von der pflanzlichen Gestaltung sind sie hormonaler Natur. Die jeweilige Beschaffenheit des Vegetationskegels, während er die Phyllome ausgliedert und die Phyllomprimordien trägt, entscheidet über die Gestalt, welche die Phyllome nachträglich annehmen.

Fig. 14. In Bezug auf die Phyllome verschiedenartige Ausbildung der Sprosse. F—I die in den Abbildungen A—E verwendeten Kennzeichen.

Eine genauere Behandlung der Kausalzusammenhänge, vor allem, wann der Vegetationskegel determiniert wird, soll einer anderen Arbeit vorbehalten bleiben. Nur so viel jetzt schon. Es handelt sich keineswegs um eine einmalige endgültige Determination. Schon sehr frühe — wohl beim Erscheinen der ersten Anlagen — wird sozusagen der Normalgang der Gestaltung, die prospektive Bedeutung der Phyllome entschieden. Es wird schon an den Primordien entschieden, ob das betreffende Phyllom zum Laubblatt, zur Knospenschuppe oder zum Sporophyll u. dgl. wird. Man kann ja schon an sehr jungen Primordien ihre prospektive Bedeutung an der Form ablesen. Doch können auch durch spätere Eingriffe die sich entwickelnden Blattanlagen

modifiziert werden. Ich erinnere nur an die Versuche Goebels, durch Entblätterung die normalerweise rudimentäre Spreite von Schuppen zum Auswachsen zu bringen.

Fig. 14 gibt verschiedene Typen wieder, wie sich die Phyllome an Haupt- und Nebenachsen ausgestalten können.

Keimblätter. In unserem Zusammenhang interessiert hier nur die Tatsache, daß die Umrisse der Keimblätter im allgemeinen auf jenem ungeteilten Stadium stehenbleiben, das alle Primordien charakterisiert. Als Anomalien kommen aber nicht allzu selten Abweichungen vor. So entstehen z. B. Andeutungen kleiner Seitenfiedern I. Ordnung (vgl. Zimmermann 1938, S. 94, Fig. 35 B und C). Derartige Blätter sind in jeder Hinsicht Übergänge zu den Primärblättern.

Als charakteristische Abweichung gegenüber den Laubblättern haben die *Pulsatilla*-Keimblätter, wie schon früher beschrieben wurde (vgl. Janczewski), eine verwachsene Basis. Das heißt, die Scheidenränder an der Basis der Kotyledonen sind verwachsen.

In Übereinstimmung mit den einfachen Umrissen der Kotyledonen sind auch die Leitbündelsysteme vereinfacht. In den Kotyledonenstiel tritt nur ein einziges Leitbündel ein, das schon innerhalb des Stieles zwei (gelegentlich auch mehr) wechselständige Leitbündel abgibt. Diese stellen den Grundstock des Adernetzes in der Kotyledonenfläche dar. Dementsprechend finden wir in der Kotyledonenfläche drei Hauptadern, bestehend aus Mittelader und zwei Seitenadern. Das heißt wir erkennen auch in den Kotyledonen die fiedrige Grundstruktur des *Pulsatilla*-Blattes wieder.

Primärblätter. Die Primärblätter bilden eine Reihe zunehmender Unterteilung der Blattfläche. Sie vermitteln also zwischen den äußerlich ungeteilten Kotyledonen und den stark geteilten Laubblättern. Auch normalerweise existiert keine scharfe Grenze gegenüber den Laubblättern.

Als Regel trägt das 1. Primärblatt nur ein kaum gegliedertes Fiederpaar I. Ordnung (Fig. 13, Blatt 3). Das heißt, seine Fläche läuft vorn in drei Zähne aus: in einen Mittelzahn, der einem „Mittellappen“[1]) entspricht, und (als Andeutung der Fiederung) in zwei Seitenzähne. Bei etwas reicherer Gliederung, wie sie sich gleichfalls schon am 1. Primärblatt zeigen kann, finden wir in der Regel an den Fiedern I. Ordnung ein Sekundärfiederchen, d. h. eine katadrome Fieder II. Ordnung. Die Primärblätter weichen also darin ab von der onto-

1) Nämlich dem Mittellappen der dreiteiligen Laubblätter, etwa des *Ranunculus*-Typs.

genetischen Entwicklung der Laubblätter, daß die Gliederung an ihrer Basis beschleunigt ist. Die Gliederung des Mittellappens, die bei *Pulsatilla* die folgenden Fiedern I. Ordnung trägt, ist dagegen gehemmt. Durch diese verzögerte und schwächere Ausbildung des Mittellappens ähneln die Primärblätter dem „*Ranunculus*-Typ" der Laubblätter, wie er u. a. auch bei (*Anemone*) *Pulsatilla patens* im ausgewachsenen Zustand überliefert ist (vgl. unten Fig. 20). Daher sehen sich die Primärblätter von *Pulsatilla vulgaris* und *Pulsatilla patens* sehr ähnlich (Fig. 15).

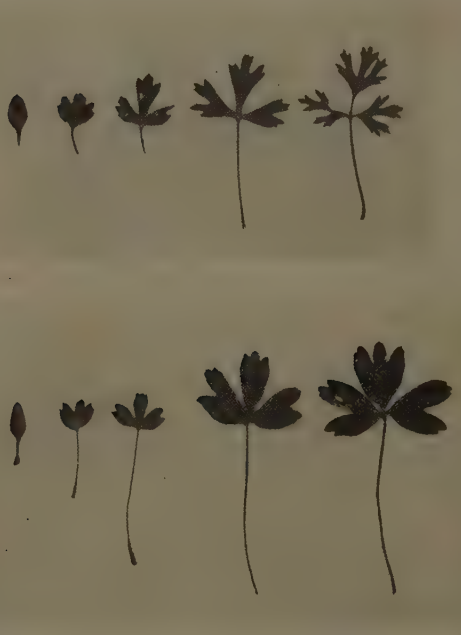


Fig. 15. Folge von Kotyledonen und Primärblättern bei *Pulsatilla vulgaris* ssp. *germanica* (von Gerolstein/Eifel, Stammpfl. 228) u. *P. patens* (Stammpfl. 402×403).

Als nächste stärkere Gliederung, wie sie am 1. oder 2. Primärblatt auftreten kann, tritt ein 2. Fiederpaar I. Ordnung hinzu. Sehr bald aber wird das unterste Fiederpaar insofern weiter gegliedert, als die (in üblicher Wechselstellung akropetal fortschreitenden) Fiedern II. Ordnung auftreten, ja als schon sehr bald (vgl. Fig. 15, *Pulsatilla vulgaris* 3. und 4. Blatt) eine katadrome Fieder III. Ordnung ausgebildet wird. Diese Gliederung zeigt sich, auch wenn insgesamt höchstens zwei Fiederpaare I. Ordnung in Erscheinung getreten sind. Dann folgen das 3. Fiederpaar I. Ordnung (zunächst als kleines Zähnchen) und am 2. Fiederpaar I. Ordnung eine katadrome Fieder II. Ordnung — immer also unter starkem Voraneilen der basalen Blatteile gegenüber einem „typischen" Laubblatt.

Als Formabweichungen finden wir — wie beim typischen Laubblatt — Asymmetrien, indem die paarigen Organe zunächst entweder nur rechts oder nur links ausgebildet sein können.

Die zuletzt im 1. Jahre ausgebildeten Primärblätter (also normalerweise das 4.—6. Primärblatt) sind schon den erwachsenen Laubblättern verhältnismäßig ähnlich.

Bei der ssp. *germanica* mit ihrem gestreckten und stark unterteilten Laub sind an den zuletzt erscheinenden Primärblättern die Mittellappen etwas gestielt. Das gleiche gilt meist auch für die untersten Seitenfiedern I. Ordnung (Fig. 15)[1]). Trotzdem bleibt an allen Primärblättern von *Pulsatilla* der dreiteilige *Ranunculus*-Typ deutlich. Die Primärblätter von *Pulsatilla vulgaris* ähneln daher den erwachsenen Blättern von *Pulsatilla patens* (Fig. 20). Andererseits ist der Gestaltunterschied in der Blattfolge von *Pulsatilla patens* relativ gering.

Die Aderung der Primärblätter ist gleichfalls gegenüber den typischen Laubblättern vereinfacht. Vor allem führt der Blattstiel nur drei Adern (Fig. 16A). Dadurch fehlt die

A B

Fig. 16. Primärblätter. A Querschnitt durch ein drittes Primärblatt. Vergr. 50mal. B Blattfläche eines ersten Primärblattes. Vergr. 5,2mal.

für typische Laubblätter charakteristische radiäre Struktur des Blattstieles. Die drei Leitbündel des Primärblattes sind wie die Leitbündel der Laubblätter in jenem Halbkreis angeordnet, den diese bei ihrem Austritt aus der tragenden Sproßachse erhalten (vgl. oben S. 431). In der Blattfläche (Fig. 16B) finden wir zwar wiederum die drei Hauptadern, die der Gesamtgliederung des Blattes entsprechen, und in Verbindung damit die zu den Fiedern folgender Ordnung ausgehenden

1) Bei der ssp. *grandis*, sowie der ähnlich gebauten Gesamtart *Anemone (Pulsatilla) Halleri* fehlt an allen Primärblättern eine stielähnliche Ausbildung der Rhachis.

Seitenadern. Im übrigen erscheint aber das Adernetz durch zahlreiche anastomosierende Adern höherer Ordnung entsprechend der üblichen Dikotylenorganisation kompliziert.

Knospenschuppen. Ihre Entwicklung stimmt insofern mit der Laubblattentwicklung weitgehend überein, als auch an den Knospenschuppen eine Spreite (ja sogar meist ein deutlich abgrenzbarer Stiel) erkennbar ist (Fig. 13 u. 17). Daher deckt sich die Entwicklung des Umrisses der Hauptmasse einer Knospenschuppe weitgehend mit der Entwicklung der Laubblattbasis. Als Unterschied gegenüber der Laubblattentwicklung wächst aber der Blattgrund sehr viel stärker aus als das Oberblatt. Im allgemeinen ist das Oberblatt um so schwächer ausgebildet, je höher oben die Schuppen an den Achsen inseriert sind.

Fig. 17. Knospenschuppe mit deutlicher kleiner Blattspreite.

Anatomisch ist erwähnenswert, daß in den Schuppen zwar die Doppelreihe der Leitbündel im Prinzip wie bei der Laubblattscheide (vgl. Fig. 10 D) zustande kommt; aber meist ist die Verzweigung und damit die Zahl der Leitbündel geringer.

Hochblätter (Involukrum). Unter allen Phyllomen stehen die Hochblätter hinsichtlich der Umrißgestaltung den Laubblättern dadurch besonders nahe, daß ihre Fläche in zahlreiche wohlentwickelte Zipfel zergliedert ist (Fig. 13, Blätter 11 u. 12). Trotzdem bestehen folgende erhebliche Unterschiede: Die Basis der drei Hochblätter, welche scheidenförmig den einzigen Blütenstiel umgeben, ist normalerweise verwachsen. Ein eigentlicher Blattstiel fehlt. Damit im Zusammenhang vermißt man auch die radiäre Anordnung der Leitbündel. Vielmehr geht die dorsiventrale Anordnung, die die Leitbündel auch in der Hochblattbasis einnehmen, unmittelbar über in die dorsiventrale Anordnung der Leitbündel innerhalb des Oberblattes. Radiäre Abschnitte entsprechend dem Laubblattstiel und der Rhachis fehlen. Allerdings finden wir auch hier in der Übergangszone Anastomosen.

Das Oberblatt selbst ist gestaucht, seine Mittelachse ist so verkürzt, daß oft die Zipfel des ganzen Blattes einigermaßen auf gleicher Höhe abschneiden. Auch breiten sich die Zipfel auf dem ganzen oberen Rand des Involukrumgrundes aus. Die Hochblattflächen sind also nicht an ihrer Basis zusammengezogen wie die Laubblattflächen. Ferner ist die Zahl der Zipfel reduziert. In dieser Hinsicht besteht ein Unterschied zwischen den drei Hochblättern, die man meist an ihrer Stellung unterscheiden kann, und deren Grenzen auch meist deutlich zu erkennen sind. Das unterste Blatt hat im allgemeinen noch am meisten Fiedern, das oberste am wenigsten (vgl. Zimmermann 1934, Fig. 3 C u. D).

Gerade bei den Hochblättern findet man anomalerweise besonders zahlreiche Übergänge zu anderen Phyllomgestalten, insbesondere zu den anschließenden Phyllomen: zu den Perigonblättern (vgl. Zimmermann 1934, S. 209ff.) und zu den Laubblättern. Die letztgenannten Übergänge sind natürlich besonders häufig an Herbstblüten, wo ja die Hochblätter auf Laubblätter folgen (Zimmermann 1934, S. 201 und Fig. 11). Den gleitenden Übergang zwischen Schuppenblättern und Hochblättern, ein Übergang, der meist mit einer Reduktion der dazwischenliegenden Sproßachse verknüpft ist, stellt Fig. 18 dar.

Perigonblätter. Ähnlich wie die Keimblätter bleiben auch die Perigonblätter im Normalfall auf dem Stadium des ungeteilten Primordiums stehen. Doch gibt es eine „monstrositas laciniata", d. h. gar nicht seltene Abweichungen mit zerschlitzten Blattflächen (vgl. auch Zimmermann 1934, Fig. 15). Genau wie bei den Keimblättern ist hier beachtenswert, daß die Seitenfiedern an den laziniaten Perigonblättern verhältnismäßig tief gegen den Blattgrund zu eingefügt erscheinen.

Nektarien und Staubblätter (Fig. 19). Die Anlage der Nektarien und Staubblätter weicht darin von den bisher behandelten Phyllomen ab, daß sie nicht mit breiter Basis der Achse ansitzen. Dementsprechend bleibt schon das Primordium auf dem Stadium einer eng lokalisierten Vorwölbung stehen. Auch tritt in das Staubblatt nur ein einziges Leitbündel ein.

Die schmale Ansatzstelle steht offensichtlich in Einklang mit der großen Zahl (120—200) Nektarien und Staubblätter. Histogenetisch ist aber der Beginn der Staubblattbildung der gleiche wie der der Laubblätter. Auch das Auswachsen der Staubblätter beginnt mit einem verstärkten Wachstum der subepidermalen Zellage.

Wir brauchen auf die in den Gemeinsamkeiten und Abweichungen liegenden Probleme hier nicht einzugehen, weil grundsätzlich die gleichen Probleme in noch stärkerem Ausmaße sich bei den Fruchtblättern ergeben und hier ausgiebiger behandelt werden sollen.

Fig. 18. *Anemone Pulsatilla* (Anomalie in der Blütenregion). Gleitender Übergang von spiralig gestellten Schuppenblättern (links oben) zu Hochblättern (mittlere Reihe), zu laziniaten und zu normalen Perigonblättern. Versuchsnr. 34151/11. 24. März 1938.

Erwähnt sei nur, daß Übergänge nach beiden anschließenden Blütenorganen auftreten: Namentlich Perigonblätter und Staubblätter ersetzen sich vielfach ganz offensichtlich und nehmen dabei jeweils Eigentümlichkeiten des anderen Blütenorgans an (z. B. „gefüllte" Blüten). Gelegentlich sind aber auch Sporophylle zu beobachten, die gleichzeitig unten Samenanlagen und oben im Griffel sporogenes Gewebe entwickeln.

Karpelle (Fruchtblätter). Die Diskussion um die Morphologie der Karpelle ist neuerdings von den verschiedensten Seiten aus wieder sehr lebhaft geworden. Ontogenetiker, Paläontologen, „vergleichende" Morphologen, Anatomen u. a. sind verschiedener Meinung über den „morphologischen Wert" der Karpelle. Die „klassische", auf Goethe, Alexander Braun und Velenovsky zurückgehende Auffassung hatte die Karpelle mit den übrigen Phyllomen homologisiert, was u. a. schon aus der Bezeichnung „Fruchtblatt" hervorgeht. Auch Verf. hat diese Auffassung vertreten (Zimmermann 1930, S. 317ff.). Während für alle von uns bisher geschilderten Phyllome die Homologisierung, d. h. die Einordnung in die gemeinsame Gruppe der Phyllome grundsätzlich nicht bestritten wird[1]), liegen die Verhältnisse für die Karpelle anders. Das heißt, die Homologisierung der Karpelle und der übrigen Phyllome wird entgegen den früheren Ansichten neuerdings vielfach bestritten.

Die Richtungen, die die „klassische" Karpelltheorie bekämpfen, sind sehr verschiedenartig — zum Teil auch deshalb verschiedenartig, weil die Anhänger der klassischen Theorie gleichfalls in ihren Argumenten nicht einheitlich sind. Wir können insbesondere in beiden Lagern eine ausgesprochen phylogenetische und eine nicht-phylogenetische Richtung unterscheiden. Gerade wegen des offensichtlichen Hineinspielens phylogenetischer Gedankengänge müssen wir diese schon hier erläutern.

Aus phylogenetischen Gründen waren insbesondere R. v. Wettstein und seine Schule Gegner der klassischen Karpelltheorie. Wie ich anderweitig[2]) ausgeführt habe, hat die „Pseudanthientheorie" v. Wettsteins, Karstens u. a. die Homologisierung der Karpelle mit Phyllomen deshalb abgelehnt, weil die Samenanlagen bei den Angiospermenahnen nicht an Blattgebilden gesessen seien. Vielmehr seien die Samenanlagen ursprünglich unmittelbar der Achse aufgesessen, und die Karpelle seien später — nachdem es schon längst typische Phyllome gegeben

1) Grégoire hat besonders in einer nach Abfassung der vorliegenden Arbeit herausgekommenen Schrift (Dez. 1938) seinen Einspruch gegen eine Homologisierung von Blüte und Sproß auf alle Blütenorgane ausgedehnt. Beispielsweise auch die beiderlei Achsen seien wegen ihrer verschiedenartigen Gewebeausdifferenzierung nicht zu homologisieren, man dürfe überhaupt von keiner Blüten-„Achse" sprechen (l. c., z. B. S. 428). Die Ausdehnung solcher Ansichten, die wegen ontogenetischer Differenzen die Homologie ablehnen, ist zwar an sich logisch. Eine derartige Ausdehnung zeigt aber die praktische Undurchführbarkeit einer Homologisierung nur bei übereinstimmender Ontogenie. Das gilt namentlich für einen Fall wie *Pulsatilla*, wo der gleiche Vegetationspunkt an der gleichen Achse, womöglich noch mit gleitenden Übergängen vegetative und fertile Phyllome erzeugt. Vor allem sind alle von Grégoire und anderen zwischen Blüten und vegetativen Sprossen festgestellten Unterschiede kein Beweis gegen eine phylogenetische Homologisierung. Denn die nachgewiesenen ontogenetischen Differenzen (z. B. zeitliche Unterschiede in der Reihenfolge der Ausdifferenzierung von Gewebeteilen) lassen sich mindestens ebenso gut als phylogenetische Abwandlungen verstehen, wie die sicher belegten und oft viel umfangreicheren phylogenetischen Abwandlungen der ausgewachsenen Zustände.

2) Vgl. Zimmermann 1930, S. 317ff. Kürzlich (1938) hat Grégoire eine ausführliche historische Darstellung der ganzen Frage gegeben. Allerdings kommen in seiner Schilderung die eigentlich phylogenetischen Richtungen nicht recht zur Geltung.

hat — aus der Achse gewissermaßen als Umwallungen um die anfänglich nackten Samenanlagen hinzugewachsen. Karpelle und Samenanlagen sind also nach der Pseudanthientheorie phylogenetisch selbständige Bildungen der Achse, — Bildungen, die erst sekundär im Fruchtknoten miteinander in Verbindung treten.

Eine gewisse Ähnlichkeit mit v. Wettsteins Theorien haben die Ansichten von Thomas 1931, 1934 u. 1935, der die umhüllenden Wände der Karpelle letzten Endes auf indusienartige Hüllen zurückführte, und der seine Anschauungen auf seine — ungeachtet aller Stigma-„Deutungen" sehr interessanten — *Caytoniales*-Funde stützen konnte.

Die Ansichten von Thomas vermitteln in mancher Hinsicht zu den Ansichten von E. R. Saunders, die allerdings die Phyllomnatur der Karpelle an sich nicht bestreitet. Aber z. B. apokarpe Karpelle wie die der Ranunculaceen sollen nach Saunders u. a. wegen der eigentümlichen Leitbündelanordnung nicht ein einfaches Sporophyll, sondern komplexer Natur sein. Das heißt ein solches Karpell, das wegen seiner Gestalt und wegen der Randstellung der Samenanlagen von der klassischen Morphologie als einheitlich angesehen wurde, das gilt nach Ansicht von Miß Saunders als ein aus mehreren Karpellen verschmolzenes Gebilde.

Weniger nach ihren Schlußfolgerungen als nach ihren Begründungen stellen Ontogenetiker wie Grégoire 1931, 1935, 1938, Hagerup 1934, 1936, 1938 und Thompson (zusammenfassend 1936, entgegen I. V. Newman 1936) eine selbständige Gruppe dar. Sie sind für unsere Fragen besonders wichtig, da die Sporophyllauffassung hier durch „ontogenetische" Argumente bekämpft wird. Grégoire hat die Basis dieser „ontogenetischen" Argumente 1931, S. 1288, klar formuliert: „Pour pouvoir donc affirmer d'un carpelle qu'il est une feuille modifiée, qu'il est homologue d'une feuille, il faut démontrer, directement ou indirectement, qu'un primordium carpellaire n'est pas autre chose qu'un primordium foliaire, défini comme nous venons de le dire, ou, en d'autres termes, que l'origine méristématique d'un carpelle est la même que celle d'une feuille. Si, au contraire, on démontre que la constitution d'un primordium carpellaire et le fonctionnement méristématique qui lui donne origine sont d'un type tout différent de ce qui s'observe dans les primordiums foliaires, on devait conclure que le carpelle n'est pas une feuille modifiée."

Um die Karpelle mit Laubblättern homologisieren zu können, müßten sie also nach dieser „ontogenetischen Ansicht" in ihren ersten ontogenetischen Stadien übereinstimmen. Da aber — wie wir bestätigen werden — ontogenetische Abweichungen zwischen Karpellen und Laubblättern vorkommen, seien die Karpelle nicht mit den Laubblättern und anderen Phyllomen zu homologisieren. Sie seien keine „Sporophylle". Die wichtigsten in den Vordergrund gestellten ontogenetischen Abweichungen sind folgende:

1. Die eigentlichen Wände der Fruchtblätter erscheinen ontogenetisch häufig unabhängig von den Samenanlagen bzw. ihrer Plazenta (vgl. z. B. Hagerup 1936 für die *Centrospermae*).

2. Sowohl die anfängliche Gestalt der Karpellprimordien wie auch das Fortschreiten ihres Wachstums entspricht nicht dem Bild eines Blattes, das an seinen Rändern Samenanlagen ausbildet (vgl. Grégoire 1931, S. 1295 ff., ähnlich 1935 u. 1938).

3. Der ganze Vegetationspunkt beteiligt sich am Aufbau der Karpelle; diese stehen also an der Achse nicht seitlich wie „typische" Phyllome, sondern terminal (als wichtigstes Argument bei Grégoire, z. B. 1931, S. 1297 und bei Thompson).

Wenn wir zunächst die ontogenetischen Argumente überblicken, möchte ich nicht bezweifeln, daß die vorgebrachten Fakta der Wirklichkeit entsprechen. Greifen wir das 1. und 3. Argument heraus! Es ist kaum zu bestreiten, daß es Fälle gibt (wie bei den Centrospermen), wo die Samenanlagen und die übrigen Teile der Karpelle selbständig entstehen. Auch sind Bilder, die Thompson z. B. für Leguminosen, wie *Acacia longifolia* gibt, kaum anders zu deuten, als daß wirklich in solchen Fällen der Vegetationspunkt — entgegen dem Verhalten unbegrenzt wachsender Laubsprosse — zur Bildung eines terminalen Karpelles aufgebraucht wird.

Nach dieser historischen Erörterung werfen die heutigen *Pulsatilla*-Karpelle zwei Fragengruppen auf:

A. Wie entwickeln sie sich ontogenetisch, wie sind sie gestellt und gestaltet?

B. Welche weiteren Schlüsse können wir ziehen hinsichtlich der Phylogenie bzw. Homologie oder begrifflichen Eingliederung als Phyllome u. dgl.?

Zunächst die Lagebeziehung der Karpelle zur tragenden Achse, also insbesondere die Frage, ob die Karpellprimordien am Vegetationspunkt terminal oder seitlich entstehen.

Kein Zweifel, die Mehrzahl der *Pulsatilla*-Karpelle wird genau wie die bisher aufgeführten Phyllome seitlich am Vegetationskegel gebildet (Fig. 19 A u. B). Die entwickelten Karpelle stehen darum an der Blütenachse auch deutlich seitlich. Dieses Faktum, daß die Mehrzahl der Karpelle seitlich gebildet wird, scheint mir ausreichend, um der schwerer zu entscheidenden Frage, ob einzelne Karpelle nicht doch terminal entstehen, an Gewicht zu nehmen. Tatsächlich ist es nämlich bei solchen azyklisch entstehenden Blütenorganen wie den *Pulsatilla*-Karpellen und bei einem so flachen Vegetationskegel, wie ihn Fig. 19 A zeigt, kaum zu entscheiden, ob das letzte Karpell bzw. die letzten Karpelle wirklich genau terminal ausgegliedert werden. Im allgemeinen wird der Vegetationspunkt für die Karpellbildung ziemlich völlig aufgebraucht, wie das u. a. Grégoire für die Karpelle von *Aquilegia* gezeigt hat. Ob gelegentlich einzelne Zellen dabei übrigbleiben (Fig. 19 B), und ob sie nur übrigbleiben, weil sie für ein ganzes Karpell nicht mehr ausreichen, scheint mir für die hier zu erörternden Fragen relativ unwesentlich[1]). Denn für alle diese Fragen genügt die nicht zu bestreitende Tatsache, daß die Mehrzahl der Karpelle seitlich angelegt wird.

1) Auch Grégoire 1938, z. B. S. 388 schildert für *Anemone* Fälle, wo die Karpelle terminal am Vegetationspunkt zwischen sich unverbraucht Gewebe übrig lassen. Für die Pulsatillen scheint mir dieser Fall die Regel, daß also alle Karpelle seitlich stehen.

Wenn wir uns das vor Augen halten, ergeben sich nämlich nur folgende drei Möglichkeiten unserer Stellungnahme:

Entweder wir legen entscheidendes Gewicht auf die Stellung der Karpelle auch für

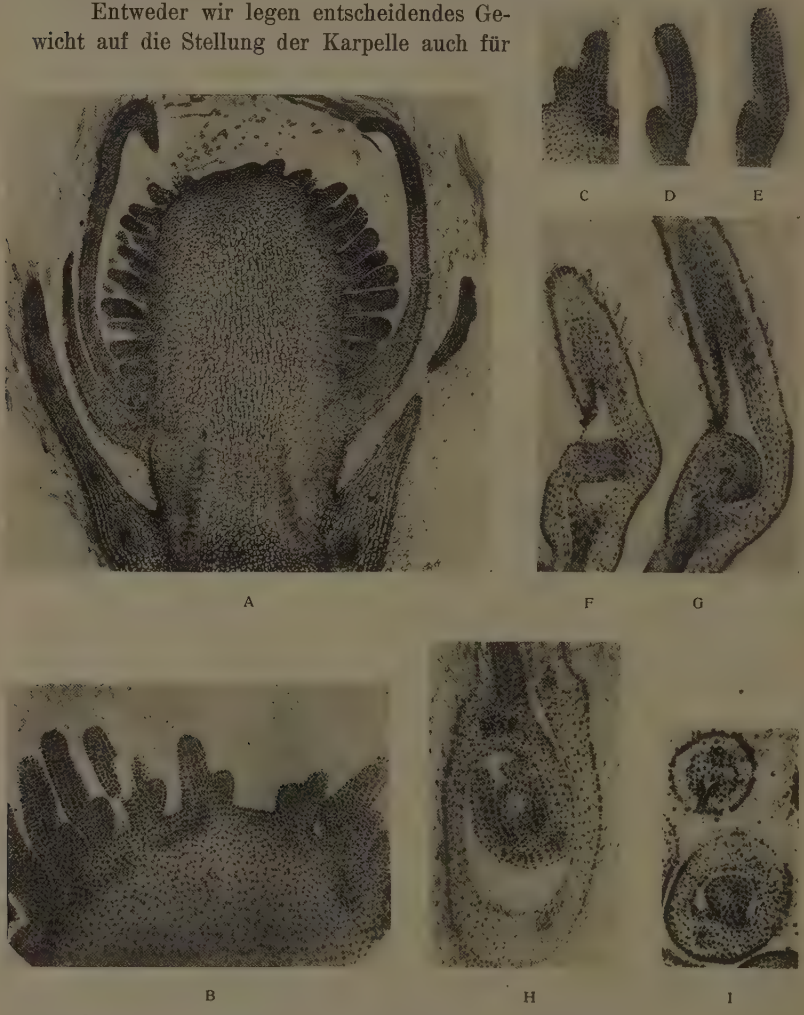


Fig. 19. *Anemone Pulsatilla.* A Junge Blüte und Involukrum längs. Vegetationspunkt noch nicht zur Sporophyllbildung aufgebraucht, B Vegetationspunkt nach Ausbildung aller Sporophylle, C—H Längsschnitte durch Karpelle, I 2 Querschnitte durch Karpelle, oben Schnitt durch den oberen Teil eines Karpells mit deutlicher Verwachsungsnaht, unten Schnitt durch Karpell mit Anheftung der Samenanlage an gleicher Stelle wie die Verwachsungsnaht. Vergr.: A 35mal, B—I 60mal.

den Fall von *Pulsatilla*. Dann sind wir aber genötigt, auch innerhalb ein und derselben Blüte auf eine Homologie zwischen etwaigen terminalen, unter Aufbrauchung des Vegetationspunktes gebildeten, und seitenständigen Karpellen zu verzichten. Die genau terminalen Karpelle wären Organe „sui generis", die seitenständigen aber Phyllome. Das aber hieße doch den starren Standpunkt einer „Stellungshomologie" auf den Gipfel des Unsinns treiben[1]).

Oder wir verzichten wenigstens bei solchen azyklischen Gynaeceen mit terminalen und seitenständigen Karpellen darauf, die Karpelle lediglich wegen ihrer etwaigen verschiedenen Stellung verschiedenen Organkategorien zuzuteilen. Wenn wir jedoch dies Prinzip für andere, z. B. zyklische Gynaeceen aufrechthalten, dann bleibt der genau so unsinnige Verzicht einer Homologisierung der Karpelle von *Pulsatilla* etwa mit den (von Grégoire als terminal aufgezeigten) Karpellen von *Aquilegia*.

Oder aber — und das ist mein Standpunkt — wir verzichten überhaupt darauf, aus der Stellung eines Organs bzw. aus seinem Hervorkommen am Vegetationspunkt ein „Noli me tangere" der Homologie zu machen. Gewiß, der Normalfall eines Phylloms ist seine Stellung seitlich zur Achse und dementsprechend seine seitliche Ausgliederung am Vegetationskegel. Ein Pulsatillavegetationskegel beispielsweise gliedert erst mehrere hundert seitenständige Organe (die wir üblicherweise Phyllome nennen, und die teilweise Karpelle werden) aus, ehe vielleicht ein oder das andere terminale Karpell erscheint. Die seitliche Stellung der Phyllome entspricht unseren phylogenetischen Vorstellungen von einer Sproßbildung durch Übergipfelung. Denn zwischen je zwei Phyllomen existierte ursprünglich ein Internodium (bzw. Mesom), d. h. die embryonale Masse wurde in zwei (ursprünglich gleichwertige) Teile, den weiterwachsenden, übergipfelnden Vegetationskegel und das übergipfelte Blattprimordium aufgeteilt. Die seitliche Phyllomstellung entspricht auch den ontogenetischen Beobachtungen an weitaus den meisten Phyllomen „höherer" Pflanzen.

Aber das schließt natürlich nicht aus, daß in den Blüten mit ihrem begrenzten Spitzenwachstum als Folge einer langen phylogenetischen Entwicklung die letzten Karpelle den Vegetationskegelrest völlig aufbrauchen und damit terminal gestellt werden können.

1) Wenn man sich auf den — an sich kaum widerlegbaren — Standpunkt stellt, daß gerade bei *Pulsatilla* neben den unzweifelhaften seitenständigen Karpellen es zweifelhaft bleiben muß, ob der flache Vegetationspunkt mit seiner allerterminalsten Zelle manchmal in Karpelle einbezogen wird, verbleiben natürlich nur die beiden folgenden Alternativen.

Im ganzen gesehen scheint mir die derzeitige Sachlage auf diesem Gebiete der vergleichenden Gynaeceen-Betrachtung erneut zu folgendem aufzufordern: Auch die Morphologie kann innerhalb der Naturwissenschaften nicht weiter ihre Sondersprache sprechen. Auch die Morphologie muß sich daran gewöhnen, über ihre Befunde in der nüchternen Sprache der möglichst exakten Beschreibung zu berichten und ihre Schlüsse so zu formulieren, daß man den logischen Aufbau des Schlußverfahrens überprüfen kann. Damit aber solche Schlüsse überprüfbar sind, müssen unbedingt die Fragen der Nomenklatur und die Fragen nach dem Ablauf eines Vorgangs wie der Phylogenie auseinander gehalten werden.

Das Faktum, daß neben seitenständigen Karpellen auch gelegentlich terminale Karpelle vorkommen, erlaubt u. U. zwei weitere Schlüsse: einen nomenklatorischen und einen phylogenetischen. Ein nomenklatorischer Schluß, die Karpelle verschieden zu benennen, wäre z. B. dann berechtigt, wenn wir definitionsmäßig die Bezeichnung „Phyllome" streng auf seitenständige Organe beschränken wollten. Über solche Nomenklaturfragen muß in erster Linie der Zweckmäßigkeitsstandpunkt entscheiden. Wie erwähnt, erscheint mir eine Beschränkung des Begriffs „Phyllom" bzw. „Sporophyll" auf seitenständige Organe unzweckmäßig. Phylogenetisch könnte man die verschiedenartige Stellung der Karpelle dann auswerten, wenn man annehmen wollte, das „Biogenetische Grundgesetz" habe hier unbedingte Gültigkeit: die ontogenetische Entstehung von Karpellen (bald seitenständig, bald terminal) beweise eine verschiedene phylogenetische Herkunft. Auch ohne Besprechung der Karpellphylogenie ist die Haltlosigkeit eines solchen Schlusses wohl selbstverständlich. Es fehlt eben bei diesem Schluß der Beweis für die zweite Prämisse (Gültigkeit des „Biogenetischen Grundgesetzes" im vorliegenden Fall). Und dieser Beweis dürfte kaum erbracht werden können.

Die nächste Frage betrifft die Lagebeziehung von Samenanlagen und dem übrigen Karpellteil in den Primordien. Die ersten Andeutungen der Samenanlagen können wir an den sonst noch völlig ungegliederten Primordienkegeln der Karpelle beobachten (Fig. 19 C). Eine eigentliche Randlage der Samen ist auch beim weiteren Wachstum kaum zu beobachten. Vielmehr sitzen die Samenanlagen einschließlich der sie tragenden Karpellbasis zunächst dem Karpell genau so äußerlich an (Fig. 19 C), wie das gelegentlich auch Anomalien an erwachsenen Fruchtknoten zeigen können (vgl. Zimmermann 1938, Abb. 35 A). Die weitere Entwicklung entspricht der Darstellung, wie sie Payer und Raßner[1]) für andere einsamige Früchte von Anemoneen, z. B. *Clematis*, gegeben haben. Die Samenanlage geht aus ihrer anfänglich atropen Stellung in die anatrope über, indem sich ihr heranwachsender Stiel einwärts (gegen den Karpellhauptteil) biegt. Dadurch schaut die Samenanlage mit ihrer Mikropyle

1) Auch die Schilderung, die Grégoire 1938 für *Ranunculus* gibt, stimmt im Prinzip mit meinen Befunden an *Pulsatilla* überein. Nur liegen alle Teile beim *Pulsatilla*-Karpell entsprechend der gestreckten Form des reifen Karpells viel übersichtlicher und offener da, als beim gedrungenen *Ranunculus*-Karpell.

zunächst abwärts und schließlich nach einer Einbiegung um nahezu 360° wieder aufwärts. Gleichzeitig wachsen (in einer besser durch Bilder als Worte zu schildernden Weise; Fig. 19 D, E) vom ursprünglich säulenförmigen Karpellteil Flügel aus, die die eigentliche Fruchtwandung bilden, und die sich in der „Verwachsungsnaht“[1]) des Karpells mehr oder weniger berühren. Genau wie bei den übrigen Anemoneen ist aber auch bei *Pulsatilla* der Schluß der beiden Flügel des Karpells vollkommen nur an der Basis und am apikalen Ende. Ja, in diesen beiden Abschnitten kann man eigentlich überhaupt nur einen soliden Gewebezapfen bemerken, der gegen die mittleren Partien zu die Andeutung einer Fruchtknotenhöhlung[2]) zeigt. In der mittleren Partie des Karpells, also oberhalb der Samenanlage und im unteren Abschnitt des Griffels treffen sich die Flügelränder des Karpells kaum, so daß ein Spalt bleibt (Fig. 1♀ I oben).

Ein Homologon zur typischen „Verwachsungsnaht“, wie wir sie etwa bei *Helleborus* finden, ist also nur in der tragenden Basis der Samenanlage von *Pulsatilla* zu erkennen. In ihr ist auch das Leitbündel, das die Samenanlage versorgt. Als Eigentümlichkeit, die offensichtlich eine erhebliche phylogenetische Abwandlung bezeugt, wird dieser Teil der „Verwachsungsnaht“ sehr früh, vor Entwicklung der übrigen Karpellteile, angelegt.

Auch dieses Faktum ließe sich prinzipiell genau so verwerten, wie die Lage des ganzen Karpells zum Vegetationspunkt: nomenklatorisch und phylogenetisch. Und genau wie bei der Lage des Gesamtkarpells lautet meine Antwort in den phylogenetischen Dingen: Ich möchte nicht lediglich deshalb eine phylogenetische Sonderentwicklung annehmen, weil bei einigen Karpellen, wie bei *Pulsatilla*, die Samenanlagen ontogenetisch nicht deutlich randständig erscheinen. Denn auch hier scheint mir kein Anhaltspunkt für die Gültigkeit des „Biogenetischen Grundgesetzes“.

---

1) Die Bezeichnung „Verwachsungsnaht“ erfordert in unserem Falle eine nähere Erläuterung, da es sich um keine eindeutige ontogenetische Verwachsung handelt. Man kann in diesen Begriff entweder einen phylogenetischen Sinn hineinlegen und jene Gewebe „Verwachsungsnaht“ nennen, die homophyletisch sind mit typischen „Verwachsungsnähten“, wie wir sie z. B. in mehrsamigen monomeren Fruchtknoten finden. Oder aber man verzichtet auf eine phylogenetische Ausdeutung und begnügt sich mit der übereinstimmenden Bezeichnung aller homotopen Gewebe. Für unsere Zwecke genügt die homotope Definition: „Verwachsungsnaht“ nennen wir ein Gewebe, das die gleiche Lage einnimmt wie die echten Verwachsungsnähte, z. B. in typischen monomeren, mehrsamigen Karpellen (Beispiel: *Helleborus*).

2) bzw. in Nachbarschaft der Samenanlage eines Spaltes.

Als letztes Merkmal, das in den Diskussionen über die Karpellmorphologie eine Rolle spielt, sei die Integumentzahl genannt.

In Übereinstimmung mit sämtlichen bisherigen Befunden der Gesamtgattung *Anemone* (einschließlich *Hepatica* usw.) konnte ich für *Pulsatilla* durchweg das Vorkommen nur eines einzigen Integumentes bestätigen. Die Integumentzahl ist deshalb bemerkenswert, weil die Mehrzahl der Ranunculaceen-Gattungen zwei Integumente hat (auch bei den Anemoneen, z. B. *Adonis*, *Anemonella* und *Thalictrum*), und weil es z. B. in den Gattungen *Helleborus* und *Delphinium* durch zweilappige Integumente vermittelnde Formen gibt (vgl. Kumazawa 1938).

IV. Phylogenie des *Pulsatilla*-Blattes.

A. Methodisches.

Eine eindeutige Methodik ist unumgänglich. Denn das meist herrschende Chaos in den Fragen der phylogenetischen Methodik führt entweder zum genugsam bekannten Widerspruch der phylogenetischen Ansichten oder zum ungerechtfertigten Aberglauben, in phylogenetischen Dingen könne man überhaupt keine sicheren Aussagen machen. Die methodische Klärung muß sich erstrecken:

auf die Fragestellung und
auf die Wege zu ihrer Beantwortung.

W. Troll hat schon wiederholt (z. B. 1935 ff., S. 46) mit offenkundiger Spitze gegen mich gesagt: „Eine eigentliche phylogenetische Methode gibt es nicht". Da diese Auffassung auch in Kreisen Anerkennung gefunden hat, die die phylogenetische Arbeit nicht grundsätzlich ablehnen, muß ich Stellung nehmen. Was heißt phylogenetische Methode? Wenn man bei der Arbeit eines Phylogenetikers nur an die Schilderung der einzelnen Pflanzen und Tiere, sowie ihrer unmittelbar beobachtbaren Lebensäußerungen denkt, gibt es natürlich bei solchen Einzelfeststellungen auch für den Phylogenetiker keine Sondermethoden. Auch die Aufstellung von Reihen und Übergängen deckt sich — wie ich übrigens schon wiederholt selbst unterstrichen habe — beim Phylogenetiker im großen und ganzen mit der Arbeitsweise der übrigen Morphologen. Der entscheidende Unterschied ergibt sich aber daraus, daß der Phylogenetiker einen in der Zeit sich abspielenden Vorgang im Auge hat. Es ist also eine durchaus selbständige Frage, in welcher Richtung irgendeine morphologische Reihe der phylogenetischen Wandlung entspricht, bzw. welche Gestalt in dieser Reihe der phylogenetischen Urform und welche Gestalt der phylogenetisch abgeleiteten Form entspricht. In solchen Fragen helfen nur rein phylogenetische — oder, wenn man will, historische — Methoden, wie z. B. die von mir herausgearbeitete statistisch-phylogenetische Methode (vgl. unten S. 462 f.).

1. Die Fragestellung.

Phylogenie nennen wir die erblich bedingte Abwandlung der ontogenetischen Lebenskreise im Verlaufe längerer hologenetischer Ketten (vgl. Fig. 1). Die heutigen Pulsatillen

zeigen beispielsweise insofern eine phylogenetische Abwandlung der Lebenskreise, als sie andere Phyllome ausbilden als ihre Ahnen. Die Erkenntnis der Phylogenie beruht demnach darauf, daß wir letzten Endes den ontogenetischen Entwicklungsablauf bei den Ahnen mit dem heutigen Entwicklungsablauf vergleichen.

Aus rein praktischen Gründen engen wir unsere Fragestellung ein. Wir beschränken uns zunächst auf unsere spezielle Aufgabe: zu erkennen, wie sich bestimmte Merkmale (nämlich die Blattumrisse) herausgebildet haben. Wie ich schon mehrfach ausgeführt habe[1]), und wie wir auch bei der Besprechung der Arbeitsweise wieder erkennen können, arbeitet die „Merkmalsphylogenetik" wesentlich sicherer als die „Sippenphylogenetik".

Die entscheidenden Fragen lauten also:
Welche Blattumrisse hatten die *Pulsatilla*-Ahnen? und
Auf welchem Wege hat sich das Bild dieser Blattumrisse gewandelt?

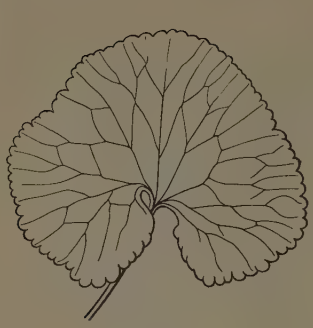
Wie ich gleichfalls schon in anderen Arbeiten ausgeführt habe, sind an der Umbildung solcher Merkmale meist eine kleinere Anzahl von „Elementarprozessen" beteiligt[2]). Es sind das Veränderungen, die als Teile der hologenetischen Entwicklungskette letzten Endes auf die mutative Abwandlung eines oder einiger Gene zurückgehen, samt den durch solche Mutationen gelenkten entwicklungsphysiologischen Abwandlungen.

Wir engen ferner unsere Frage insofern ein, als wir nicht jeweils den ganzen ontogenetischen Ablauf der Blattumrißbildung bei den Ahnen verfolgen wollen, sondern nur das charakteristische Endglied dieser ontogenetischen Abläufe, das fertig ausgewachsene Blatt vergleichen.

Es ist aber sehr wichtig, daß wir uns des wirklichen hologenetischen Zusammenhangs bewußt bleiben: Phylogenetisch wandelt sich nicht die fertige Ahnenpflanze in die Nachfahrenpflanze, es wandelt sich auch nicht das fertige Ahnenblatt in das fertige Nachfahrenblatt. Sondern durch Erbänderungen wird die ontogenetische Entwicklung derart anders gelenkt, daß zum Schlusse einer solchen hologenetischen Abwandlung eine andere Pflanzengestalt, eine andere Blattgestalt, herauskommt.

Ich lege aus folgenden Gründen großen Nachdruck darauf, daß man sich bewußt bleibt[3]): In der Natur spielt sich in Wirklichkeit ein sehr komplexer hologenetischer Zusammenhang ab, von dem wir nur herausgeschnittene Bilder betrachten. Endglieder solcher Umbildungsreihen, wie etwa Dikotylenblätter, sind oft in Einzel-

1) Vgl. Zimmermann 1926, S. 158ff.; 1930, S. 26f.; 1931, S. 284ff.
2) Vgl. Zimmermann 1934, S. 181 u. 224ff.; und 1935, S. 258ff.
3) Auch ohne das im Einzelfall immer auszusprechen.



Caltha-Typ

Helleborus-Typ

Clematis-Typ

Hepatica-Typ

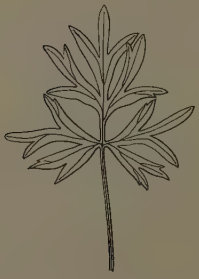
Ranunculus-Typ A

Aquilegia-Typ

Ranunculus-Typ B

Ranunculus-Typ C

Pulsatilla-Typ A



Pulsatilla-Typ B

Actaea-Typ

Fig. 20.

heiten[1]) nicht unmittelbar zu „homologisieren" mit den Anfangsgliedern. Sie erscheinen gewissermaßen umgeschmolzen, eine Eigentümlichkeit, auf die Spemann 1915 anläßlich seiner „Homoplasie"vorstellung hingewiesen hat. Diese Umschmelzung hat natürlich keinen Einfluß auf die Sicherheit unserer phylogenetischen Aussagen, wenn sich die Aussagen von allen jenen Fragen der Homologie fernhalten, die rein technische Gruppierungsfragen sind. Es läßt sich die phylogenetische Entwicklungsreihe auch eines solchen Blattes eindeutig festlegen; vor allem wird die Sicherheit unserer Aussage, wie das Ahnenstadium aussah, nicht berührt vom Detailproblem, welche entwicklungsphysiologischen Vorgänge sich in der Hologenie zwischen Ahnen und Nachfahren abgespielt haben.

2. Der Weg zu merkmalsphylogenetischen Antworten.

Wenn wir die Wege vergleichen, die die ontogenetischen und die phylogenetischen Wissenschaften zurücklegen müssen, um sichere Antworten zu erhalten, müssen wir zugeben: Die Phylogenetik hat es schwerer als die Ontogenetik; ihr Weg ist weiter und umständlicher. Das gilt auch für die Darstellung, sofern sie Wert darauf legt, kontrollierbar zu sein. Bei ontogenetischen Darstellungen genügt meist ein Hinweis auf die Folge verschiedener ontogenetischer Entwicklungsstadien, wie sie etwa in Fig. 3 vorliegen.

Bei den phylogenetischen Antworten aber muß man die Schlußfolgerungen durch Indizienbeweise stützen. Das bedeutet an sich nicht, daß solche Antworten unsicher sein müßten. Auch das Gericht fällt Todesurteile auf Grund eindeutiger Indizienbeweise. Aber die Beweisführung bei solchen Indizienbeweisen ist umständlicher als bei einem unmittelbaren Nachweis. Aus diesem Grunde erfordert eine phylogenetische Darstellung ein breiteres Eingehen auf Nebenfragen als eine ontogenetische Darstellung.

Wir können Antworten auf phylogenetische Fragen aus drei Quellen erwarten:

von den Fossilien,
vom Vergleich mit heutigen „Verwandten" der Pulsatillen,
von den Pulsatillen selbst.

Aus historischen Gründen beginnen wir mit den Zeugnissen der „vergleichenden" Betrachtung von *Pulsatilla*-Verwandten. Ein Vergleich der *Pulsatilla*-Blätter (z. B. der Laubblätter) mit den Laubblättern anderer Ranunculaceen erlaubt leicht, fast lückenlos geschlossene Reihen aufzustellen. Diese Reihen (vgl. Fig. 20) werden mindestens in einzelnen Merkmalen (Verwachsungsgrad u. dgl.) phylogenetischen Abwandlungen

1) Namentlich in den hier nicht zu behandelnden anatomischen Einzelheiten (vgl. die diesbezüglichen Meinungsdifferenzen Zimmermann 1938b, S. 390f.).

Fig. 20. Ranunculaceen-Blatt-Typen. *Caltha*-Typ = *Caltha palustris*, *Helleborus*-Typ = *Helleborus atrorubens*, *Clematis*-Typ = *Clematis Vitalba*, *Hepatica*-Typ = *Hepatica triloba*, *Ranunculus*-Typ A = *Ranunculus lanuginosus*, *Ranunculus*-Typ B = *Trollius europaeus*, *Ranunculus*-Typ C = *Pulsatilla patens*, *Aquilegia*-Typ = *Aquilegia vulgaris*, *Pulsatilla*-Typ A = *Pulsatilla vulgaris* ssp. *germanica*, *Pulsatilla*-Typ B = Jugendblatt von *P. vulgaris* ssp. *grandis*, *Actaea*-Typ = *Cimicifuga foetida*.

entsprechen. Das heißt, wir können den Ablauf einzelner Elementarprozesse verfolgen. Wie wir gleich erörtern werden, ist es aber meist unmöglich, aus einem solchen Vergleich heutiger Organismen auch die Richtung zu erkennen, in der sich die phylogenetische Entwicklung abgespielt hat. Der Vergleich heutiger Organismen allein zeigt also noch nicht die Richtung, in der die Reihe „gelesen" werden muß.

Wir wollen diese methodisch wichtige Frage gleich an unserem Beispiel erörtern. Gehen wir von irgendeinem Ranunculaceen-Blatt aus, z. B. vom Laubblatt von *Pulsatilla vulgaris* (Fig. 20 unten Mitte)[1]), so zeigt der Vergleich mit anderen Ranunculaceen Abwandlungsreihen mindestens hinsichtlich von vier Umrißmerkmalen. Wir wollen diese später ausführlicher behandeln und sie daher zunächst nur beispielhaft skizzieren:

1. Abwandlung: Verwachsung von Fiedern.
2. Abwandlung: „Aggregation" (Gegenständigwerden) von Fiedern höherer Ordnung.
3. Abwandlung: Stauchung der Mittelachse.
4. Abwandlung: Minderung der Zipfelzahl.

Die Richtung der phylogenetischen Abwandlung könnte z. B. entweder als „Verwachsung" vom Blatt mit freien Zipfeln hinführen zum ganzrandigen Blatt oder umgekehrt als „Unterteilung" von einem solchen ganzrandigen Blatt zum Blatt mit freien Zipfeln.

Es gibt jedoch nur zwei Fälle, in denen ein Vergleich heutiger Organismen die Richtung der phylogenetischen Wandlung zeigt:

A. wenn das fragliche Merkmal fest gekoppelt ist mit einer schon bekannten und in heutigen Reihen sich ausdrückenden Abwandlungsrichtung;

B. wenn das abgewandelte Merkmal sich beschränkt auf einen phylogenetisch subordinierten Formenkreis (Fig. 21 B, M), während die übrigen Vertreter des übergeordneten Formenkreises (Fig. 21 B, O) noch das ursprüngliche Merkmal aufweisen.

Der Fall A bedarf wohl keiner weiteren grundsätzlichen Erörterung. Dagegen müssen wir den bisher viel zu wenig beachteten Fall B etwas genauer ins Auge fassen. Zwei heute lebende Formenkreise, die als Arten, Gattungen, Familien oder andere Sippen bezeichnet sein mögen (z. B. die Formenkreise M, N und O in Fig. 21), können phylogenetisch entweder koordiniert oder subordiniert sein. Subordiniert (vgl. Fig. 21 B) nenne ich sie, wenn der eine Formenkreis der phylo-

1) Die Auswahl ist zunächst nur getroffen, um eine anschauliche Darstellungsmöglichkeit zu haben, und nicht, um damit schon eine bestimmte Abwandlungsrichtung festzulegen.

genetisch umfassendere ist, wenn er also im phylogenetischen Sinne auch die Wurzel des engeren, „subordinierten" Formenkreises (M in Fig. 21) mitumfaßt. Koordiniert nenne ich den anderen Fall (vgl. Fig. 21 A), wenn beide Formenkreise (M und N) einen phylogenetisch einigermaßen gleichwertigen Umfang besitzen, bzw. wenn die gemeinsame Wurzel keinem der beiden Formenkreise angehört.

Subordiniert sind beispielsweise die Kormophyten den Thallophyten. Denn zweifellos sind die Thallophyten der phylogenetisch umfassendere Formenkreis, d. h. auch die Kormophyten hatten eine thallophytische Wurzel. Subordiniert sind in ähnlicher Weise die Angiospermen den Gymnospermen oder die Wirbeltiere den Wirbellosen. Koordiniert aber sind die Pteridophyten und die Bryophyten, oder die Vögel und die Säugetiere.

Sofern die Systematik schon einen phylogenetischen Standpunkt einnimmt, drückt sie die Subordination der Formenkreise durch eine verschiedene Rangstufe der Sippen aus: Die engeren Formenkreise sind als Arten einer Gattung subordiniert oder als Familie einer Ordnung usf. Ich habe aber oben Beispiele genannt (z. B. Thallophyten/Kormophyten; Gymnospermen/Angiospermen), in denen die heute noch übliche systematische Koordination einer phylogenetischen Subordination entspricht. Und diese Subordinationsfälle sind praktisch die einzigen, in denen die Phylogenetik die Möglichkeit hat, aus der Verteilung mancher Eigenschaften in heutigen Formenkreisen etwas über die Richtung der phylogenetischen Wandlung auszusagen.

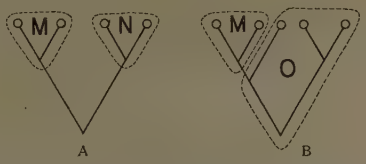


Fig. 21. Verwandtschaftsbeziehungen Schema. A Die Formenkreise M und N sind koordiniert, B Der Formenkreis M ist dem Formenkreis O subordiniert.

Machen wir uns das am Subordinationsverhältnis der Gymnospermen und Angiospermen klar! Wenn wir überhaupt zur Ansicht gelangt sind, daß diese beiden Formenkreise (die Samenpflanzen) in irgendeiner Weise phylogenetisch zusammenhängen, so ergibt sich folgendes eindeutige Bild: Die Gymnospermen sind nach Bau ihrer vegetativen und ihrer Fortpflanzungsorgane, nach ihrem geologischen Auftreten usf. unverkennbar der phylogenetisch umfassendere — oder wie man häufig etwas mißverständlich sagt, der ältere — Formenkreis. Die Gymnospermen umfassen auch (vermutlich mit irgendeiner Gruppe der sehr formenreichen Pteridospermen) die Wurzeln der Angiospermen. Weil nun in fast sämtlichen Zweigen der Samenpflanzen die Gymnospermie herrscht, die Angiospermie aber bisher nur von 1—2 Teilzweigen der Samenpflanzen bekannt ist, erlauben diese Feststellungen den Schluß: Die Angiospermie leitet sich phylogenetisch von der Gymnospermie ab. In ähnlicher Weise ist der Schluß erlaubt: Der kormophytische Wuchs leitet sich von einem thallophytischen Wuchs ab, die Wirbeltierorganisation leitet sich von einer wirbellosen Organisation ab, und ähnliches mehr.

Allerdings sind diese Schlüsse, wie man sieht, vielfach etwas negativer Art. Die Thallophyten sind in ihrer Gesamtheit gegenüber den Kormophyten vorzugsweise negativ charakterisiert durch das Fehlen des Sproß- und Wurzelcharakters. Unsere Ableitung besagt also im wesentlichen nur: Dieser Sproß- und Wurzelcharakter war einmal bei den Ahnen noch nicht da. Nur in den Fällen, wo alle Zweige des umfassenden Formenkreises ein sehr spezifisches Ahnenmerkmal bewahrt haben, während ein einziger Zweig oder einige wenige Zweige eine ebenso spezifische Abwandlung

zeigten, wird das Bild anschaulicher. Ich denke hier etwa an das Vorherrschen der 5zehigen Extremitäten bei den Säugetieren, die die 1zehigen Füße heutiger Unpaarhufer auch ohne fossile Belege als eine phylogenetische Ableitung wahrscheinlich machen.

Phylogenetisch koordinierte Formenkreise erlauben, entgegen einer heute noch vielfach herrschenden Gepflogenheit, keine Schlüsse über die Richtung der phylogenetischen Wandlung[1]). Wenn also die verglichenen Formenkreise ihrem phylogenetischen Umfang nach einigermaßen gleichwertig sind, oder wenn die Unterschiede des phylogenetischen Vergleiches nicht so eindeutig klar sind wie in den vorgenannten Beispielen, dann erlaubt der Vergleich heutiger Formen allein noch keine Entscheidung über die Wandlungsrichtung. Trotzdem stößt man in der Literatur noch häufig auf folgenden logischen Fehlschluß: Erst stempelt man den einen der koordinierten Formenkreise als „primitiv" ab, weil er durch irgendwelche (mit mehr oder weniger Recht „primitiv" genannte) Merkmale charakterisiert ist. Dann bezeichnet man ein Merkmal — nennen wir es X —, das sich in diesem Formenkreis findet, als „primitiv", lediglich weil es in einem „primitiven" Formenkreis auftritt. Entweder, man hat das betreffende Merkmal X schon mitbenutzt, um den ganzen Formenkreis als „primitiv" zu kennzeichnen; dann spricht man einen offensichtlichen Zirkelschluß aus. Oder man hat dieses Merkmal noch nicht in solcher Weise benutzt: dann macht man die mit allen phylogenetischen und genetischen Erkenntnissen in Widerspruch stehende stillschweigende Voraussetzung: Weil sich die „primitiven" Merkmale A, B, C, D usw. im „primitiven" Formenkreis nicht abgewandelt haben, ist auch das Merkmal X noch in seinem primitiven umgewandelten Zustand überliefert.

Um diese Frage möglichst eindeutig erörtern zu können, will ich ein Beispiel anführen, bei dem ich mich freue, mit dem Autor, sowohl in der Absicht, wirkliche Phylogenetik zu treiben, wie auch in den sachlichen Ergebnissen durchaus übereinzustimmen. Ich meine die so eingehenden und wertvollen Untersuchungen Lams über die Burseraceen-Fiederblätter. Lam begründet z. B. 1932, S. 151, seine Auffassung, die „einfachen" Blätter seien „abgeleitet": „Bei den Burseraceen kommen ‚einfache' Blätter nur bei den am höchsten spezialisierten Formen (*Canarium*, *Haplolobus*, *Commiphora*) vor. Übergänge und verwandte Arten im Vergleich sowie Atavismen der unifoliolaten Arten zeigen, daß das ‚einfache' Blatt ein reduziertes Fiederblatt ist." Ähnlich äußert sich Lam auch l. c. S. 158, wo er allerdings wohl in Übereinstimmung mit meiner methodischen Auffassung zugibt, daß man „auch bei ‚hoch spezialisierten' Arten Tendenzen im Anfangsstadium kennt".

Die Schlußweise: Eine systematische Organismengruppe ist „primitiv", also ist auch das zugehörige Blattmerkmal „primitiv", findet sich noch viel häufiger in jenen morphologischen oder systematischen Richtungen, die mir wegen ihrer geringeren Betonung des phylogenetischen Ziels fernerstehen. Zum Beispiel ist sie fast die Regel in den nicht-phylogenetischen Ableitungen der Morphologie und der Systematik. So hat auch Seybold auf ihr seine umfangreichen und im reichen morphologischen Material sicher sehr wertvollen Untersuchungen gegründet. Seybold kommt daher zum Schlusse: Das „einfache" Blatt sei primitiv, weil es in so primitiven Familien wie Fagaceen oder Magnoliaceen vorherrscht. Derartige nicht-phylogenetische Ableitungen können natürlich für uns weder in der Methodik noch in den Schlußfolgerungen irgendwie maßgebend sein.

---

1) Mit Ausnahme des S. 458 unter A erwähnten sehr seltenen Falles einer starken Korrelation der phylogenetischen Merkmalswandlung.

Wir können das methodische Ergebnis zusammenfassen: Für ein phylogenetisches Arbeiten ist es unmöglich, ein Merkmal deshalb als „primitiv" zu bezeichnen, weil es in einer heutigen „primitiven" Gruppe vorkommt. Denn die phylogenetische und genetische Erfahrung lehrt, daß sich im allgemeinen die einzelnen Merkmale selbständig und unabhängig voneinander wandeln können, und daß darauf die sogenannten „Spezialisationskreuzungen" zurückgehen.

Gerade Lams Darstellungen sind sehr interessant, weil Lam verständlich macht, wie ein solcher Schluß: „heutige systematische Gruppe primitiv, also Merkmal primitiv" entstanden ist. Lam geht von systematischen Fragen aus und versucht, in Übereinstimmung mit der systematischen Gepflogenheit, heutige systematische Gruppen (auch wenn sie miteinander phylogenetisch koordiniert sind) voneinander abzuleiten. Dies bringt ihn — wie Lam 1936 selbst ausgeführt hat — in einen methodischen Gegensatz zu mir, da Lam einen Teil der heutigen systematischen Einheiten nicht als Endzweige der Stammbäume, sondern tiefer im Stammbaum einfügt[1]). Die oben als Fehlschluß gekennzeichnete Schlußweise ist dann nur eine logische Konsequenz aus einer solchen nicht-phylogenetischen Ableitung. Sie wirkt allerdings deshalb überraschend, da Lam 1935 im Prinzip der Merkmalsphyletik des Verf.s durchaus beigestimmt hat.

Im übrigen wird die Erkenntnis einer relativ unabhängigen Merkmalsphylogenetik oft nur deshalb so schwer in die Tat umgesetzt, weil die Morphologie noch allzusehr im Banne der in mancher Hinsicht auch phylogenetisch berechtigten Typusvorstellung Cuviers von einer Korrelation systematischer Merkmale steht. Diese Typusvorstellung — klassisch belegt durch die Korrelation der Beuteltiermerkmale oder der Paarhufermerkmale — bezieht sich aber nur auf das Vererben und nicht auf das Erwerben von Merkmalskorrelationen. Sie besagt phylogenetisch nur folgendes: Wenn einmal der Ahn eines Formenkreises (z. B. der Paarhufer) zwei verschiedene Merkmale (z. B. die Paarzehen und das Wiederkauen)

---

1) Ich darf anerkennen, daß gerade Lams neuere Stammbäume sich von dieser unphylogenetischen Darstellungsweise freihalten (vgl. z. B. Lam 1935, S. 111 mit Lam 1932a, S. 301). Im übrigen beruht Lams Meinung, ich lehne die Ausnutzung einer 3. Dimension bei Stammbäumen grundsätzlich ab, auf einem Mißverständnis. An sich ist eine 3. Dimension sogar sehr erwünscht, wenn man außer der Zeit und einer einzigen morphologischen Abwandlungsrichtung noch eine 3. Variable oder außer der Zeit die Ausdehnung auf der Erdoberfläche darstellen will. Die bisherigen Darstellungen (vgl. z. B. Lams Stammbaum 1936, S. 171) haben mich allerdings noch nicht davon überzeugt, daß die Ausnutzung einer 3. Dimension bei einer Reproduktion auf dem Papier die Darstellung immer klarer macht. Grundsätzlich wehre ich mich nur dagegen, daß man in einer einzigen Dimension zwei verschiedene Variable (z. B. die Zeit und die Organisationshöhe) darstellt. Denn sonst weiß man nie, bezieht sich eine höhere bzw. tiefere Einfügung auf die Zeit oder auf die „Organisationshöhe". Ferner ist es unlogisch, lediglich deshalb, weil der wirkliche Baum 3dimensional ist, eine 3. Dimension für den Stammbaum allgemein zu fordern. Die eigentliche Abzweigung einer systematischen Einheit von einer anderen Einheit ist (als Darstellung einer Mutantendeszendenz) immer eine Gabel, also prinzipiell in einer Ebene darstellbar. Trotzdem wäre es natürlich sehr erwünscht, wenn man recht viele solche Ebenen hätte, damit man die verschiedenen Richtungen der zahlreichen Gabeln solcher Mutantendeszendenzen gut zur Darstellung bringen kann.

erworben hat, dann vererbt sich eine solche Merkmalskorrelation meist auf die Nachkommen. Eine solche Typuserkenntnis steht aber nicht im Widerspruch mit den andern Erkenntnissen, daß der Erwerb verschiedener Eigenschaften selbständig und unabhängig von der Abwandlung der einzelnen anderen Merkmale vor sich gehen kann. Ich habe schon mehrfach auf diese leider auch heute noch sehr verbreitete Unsitte hingewiesen, phylogenetische Fragen durch Annahme unbewiesener Merkmalskorrelationen zu verwirren.

Für unsere Frage nach einer Phylogenie des *Pulsatilla*-Blattes heißt daher die methodische Vorfrage: Kennen wir die verwandtschaftlichen Beziehungen der einzelnen Ranunculaceen-Gruppen zueinander so genau, daß wir aus dem Vorkommen verschiedener Blattformen bei ihnen einen Schluß auf die Wandlungsrichtung der Blattumrisse ziehen können? Ist ein Blatt auf einen eindeutig subordinierten Formenkreis beschränkt?

Leider muß die Antwort lauten: Nein! Was bei den Ranunculaceen ein phylogenetisch weiterer und was ein engerer Formenkreis ist, ob die Formenkreise koordiniert oder subordiniert sind, das liegt meist nicht eindeutig fest!! Aus diesem Grunde scheidet die vergleichende Betrachtung der heutigen Ranunculaceen im allgemeinen für die Erkenntnis der Richtung solcher phylogenetischer Blattwandlung aus. Wir müssen uns mit dem gleichfalls sehr wichtigen Resultat begnügen, daß die heutigen Ranunculaceen wenigstens die Reihen selbst mit zahllosen „Zwischengliedern" liefern.

Es ist nun ein Glück, daß die fossile Überlieferung dort einspringen kann, wo der Vergleich heutiger Pflanzen versagt. Die Fossilien zeigen nämlich in sehr vielen Fällen (u. a. auch in den Fragen der Blattumrisse) die Richtung, in der die phylogenetische Merkmalswandlung abgelaufen ist. Die Methode, die hier zu phylogenetischen Erkenntnissen führt, ist die phylogenetisch-statistische Methode[1]). Sie prüft, wie sich bestimmte Merkmale in den aufeinanderfolgenden Zeiten innerhalb einer phylogenetisch einheitlichen Gruppe gewandelt haben.

Wenn beispielsweise innerhalb der Pferdegruppe im Frühtertiär das Stadium der 4—5 zehigen Gliedmaßen vorherrscht, während später die Stadien der 3 zehigen

1) Vgl. z. B. Zimmermann 1931, S. 978ff., 1932, S. 248ff., 1938, S. 26 u. S. 44ff. Leider ist die Form, in der solche phylogenetische Untersuchungen gelegentlich kritisiert werden, völlig unlogisch. Wenn man eine phylogenetische Ansicht wissenschaftlich ablehnt, genügt es dafür nicht, aphoristisch irgend eine Gegebenheit, z. B. das Vorkommen irgend eines nicht in die betreffende Stammesreihe gehörigen Fossils, vorzubringen. Vielmehr muß gezeigt werden, daß die Gesamtheit der in Frage kommenden Formen sich besser durch eine andere phylogenetische Ansicht erklären läßt (vgl. dazu S. 468ff.).

und der 1zehigen Gliedmaßen zur Vorherrschaft kommen, ist damit eindeutig die Abwandlungsrichtung einer Verminderung der Zehenzahl festgelegt. Es ist für diese merkmalsphylogenetische Feststellung gleichgültig, ob die Sippenstammbäume in allen Einzelheiten festliegen, und in wie vielen Parallelreihen eine solche Merkmalsumbildung stattgefunden hat. Wir werden dementsprechend sehen, daß die pflanzlichen Fossilien eindeutig auch die Entwicklungsrichtung der Blattumrisse belegen — selbst wenn erhebliche Zweifel über die Sippenphylogenie der Angiospermen bestehen.

Die Pulsatillen selbst könnten in ihrer ontogenetischen Entwicklung (z. B. in der ontogenetischen Ausgliederung des Blattes, oder in der ontogenetischen Blattfolge) dann ein Beleg für die Phylogenie sein, wenn wir in diesem Falle mit einer Gültigkeit des „Biogenetischen Grundgesetzes" rechnen könnten. Das heißt wir könnten dann aus der Ontogenie des *Pulsatilla*-Blattes etwas für die Phylogenie herauslesen, wenn wir damit rechnen könnten, daß Sonderheiten der Jugendzustände als Anklänge an die Ahnenzustände aufzufassen wären. Das aber ist in unserem Beispiel nicht der Fall. Die Jugendstadien der Phyllome stellen in ihrer ungeteilten Primordiengestalt zweifellos einen Sonderzustand dar, der sich aus den besonderen Bedingungen der jungen Blattanlage ergibt. Das gleiche gilt für die Blattfolge. Auch hier sind die ersten Phyllome, die Keimblätter beispielsweise, zweifellos in ihrer Umrißgestaltung als Anpassungserscheinungen an ihre Spezialfunktion aufzufassen. Das heißt sie haben als Speicherorgane eine neue Spezialgestaltung erhalten. Wie ich jedoch schon früher ausgeführt habe[1]), kann man für solche „Larvenzustände" nicht mit der Gültigkeit des „Biogenetischen Grundgesetzes" rechnen. Vielmehr muß man in den Larvenzuständen sekundäre „kaenogenetische" Erwerbungen sehen (vgl. auch unten S. 474).

Wir kommen auf diese Frage nochmals beim Vergleich der einzelnen Entwicklungsreihen zurück (S. 488). Zunächst aber verzichten wir wegen der Schwierigkeiten auf eine Ausnutzung des „Biogenetischen Grundgesetzes" und schildern die phylogenetische Entwicklung des *Pulsatilla*-Blattes lediglich auf Grund der fossilen Überlieferung und des Vergleiches der Ranunculaceen-Phyllome.

B. Ablauf der Blattumrißphylogenie.

Wir können uns ganz auf die Phylogenie großflächiger Blätter beschränken. Denn diese „makrophylle" Belaubung ist für Pulsatillen, in Übereinstimmung mit den meisten Farnen und Angiospermen, charakteristisch. Unsere Einschränkung auf die „makrophylle" Belaubung

1) Vgl. Zimmermann 1935, S. 280ff., und 1938, S. 65.

hat den großen Vorzug, daß wenigstens unter Phylogenetikern kaum eine Meinungsdifferenz über die Grundzüge des Entwicklungsablaufes herrscht[1]).

Im einzelnen können wir unser Aufgabengebiet in drei Fragengruppen gliedern:

1. Den Entwicklungsweg, der zum *Pulsatilla*-Typ, also zum Laubblatt von *Pulsatilla vulgaris* führte;

2. den Entwicklungsweg, der zur Blattfolge bei *Pulsatilla* führte und

3. den Entwicklungsweg, der zu den übrigen Blatt-Typen bei den Ranunculaceen führte.

In dieser letzten Fragengruppe kommen wir insofern noch einmal kritisch auf unsere Vorstellung von der Phylogenie des *Pulsatilla*-Types zu sprechen, weil wir erörtern, ob nicht andere Ranunculaceen primitivere Merkmale als *Pulsatilla vulgaris* bewahrt haben.

1. Der Entwicklungsweg zum *Pulsatilla*-Typ.

Die Schilderung eines solchen Entwicklungsweges muß mit einem Festlegen des Ausgangspunktes beginnen. Wir müssen für unsere Fragestellungen zwei verschiedene Ausgangsformen unterscheiden: a) eine ältere: die Ausgangsform für die Gesamtgestalt der Kormophyten und b) eine jüngere, bei der schon die Gliederung in Sproßachse und Blätter erfolgt ist: eine Ausgangsform für die Blätter selbst.

a) Ausgangsform für die Gesamtgestalt der Kormophyten. Wie ich schon in verschiedenen Veröffentlichungen zur „Telomtheorie" (vgl. z. B. Zimmermann 1930, S. 58 ff., 1938 b und c) ausgeführt habe, müssen wir bei dieser Ahnengestalt, die im Formenkreis der Rhyniaceen (frühdevonische Psilophyten) zu suchen ist, an einen noch ausgesprochen thallophytischen Umriß denken. Das heißt die Urgestalt der Kormophyten war durchweg noch aus gleichwertigen Gabeltrieben („Urtelomen"), wie die unterste Abbildung in Fig. 1, aufgebaut. Wir bezeichnen diesen Urtyp als „*Hostimella*-Typ" oder „*Rhynia*-Typ" (vgl. unten S. 468).

Aus dieser Urgestalt hat sich der für die heutigen Kormophyten charakteristische Sproß im wesentlichen durch eine Differenzierung zwischen Sproßachse und Blättern herausentwickelt: Einerseits spielte dabei der unten für die Blätter etwas näher geschilderte „Elementarprozeß" der Übergipfelung mit, auf den schon Lignier und

1) Grundsätzliche Meinungsdifferenzen herrschen nur über die Phylogenie des Schuppenblattes („mikrophylle" Belaubung), vgl. Zimmermann 1938a, S. 586 ff.

Potonié die Sproßbildung bzw. Fiederblattbildung zurückgeführt haben. In unserem Zusammenhang ist wichtig, daß die Sproßachse zunächst und normalerweise die radiäre Verzweigung der *Rhynia*-Telomstände beibehielt. Andererseits ordneten sich die Telome der zum Blatt werdenden Telomstände flächig in einer Ebene an.

Die gemeinsame Herkunft von Sproß und Blatt von einer radiären Urform macht es verständlich, daß auch bei heutigen Pflanzen manchmal die Kluft zwischen Sprossen und Blättern nicht allzugroß ist. Wir verstehen es, wenn auch heute noch den Sprossen und Blättern gemeinsame Züge erkennbar sind, worauf schon ältere und neuere Morphologen hingewiesen haben (vgl. z. B. Uittien), und wenn wir auch heute noch bei *Pulsatilla*-Blättern radiäre Strukturen finden[1]), die wir sonst als Charakteristika von Sproßachsen bezeichnen.

Ich habe in meinen Veröffentlichungen zur „Telomtheorie" (z. B. Zimmermann 1930, 1930a, 1934, 1935, 1938a u. b) diesen phylogenetischen Entwicklungsvorgang namentlich in Verbindung mit der anatomischen Umbildung und der Umbildung von Fortpflanzungsweisen u. dgl. dargetan. Auch beabsichtige ich, das Gesamtproblem anderweitig in einer umfassenderen Darstellung zu behandeln. So begnüge ich mich hier mit einer Besprechung der Hauptentwicklungsetappen.

b) Ausgangsform für die Blätter. Hier müssen wir schon von einem typischen Blatt, wenn auch mit möglichst primitivem Bau ausgehen. In Einklang mit der fossilen Überlieferung wählen wir dazu das Gabelblatt der Fig. 22A. Es ist genau wie die phylogenetische Urform für die kormophytische Gesamtgestalt aus undifferenzierten Gabeltrieben („Urtelomen") aufgebaut. Nur waren diese Gabeltriebe durch einen besonderen Elementarprozeß bereits in eine einzige Ebene eingerückt. Wir kennen innerhalb der *Pteropsida* derartige altertümliche Gabelblätter, z. B. von devonischen Vertretern der Gattung *Cladoxylon*. Aber genau die gleichen Umrisse sind z. B. noch in den Fiederchen der Gattung *Archaeopteris*, einem Leitfossil für das Oberdevon, erhalten. Dabei ist zu beachten, daß diese Fiederchen noch keineswegs so regelmäßig in die Blattflächenebene eingerückt waren, wie wir das von heutigen Farnwedeln gewohnt sind.

c) Die Abwandlung zum Umriß des *Pulsatilla*-Blattes. Hierbei sind im Grunde nur zwei Elementarprozesse beteiligt: die Übergipfelung und die Aggregation.

Durch den Übergipfelungvorgang wird jeweils der eine Telompaarling (bzw. Mesompaarling) in Verlängerung seines tragenden Mesoms aufgerichtet (er „übergipfelt"), während sein Schwestertelom

1) Vgl. S. 434 u. 437.

(bezw. Schwestermesom) seitlich gestellt („übergipfelt") wird (Fig. 22 B u. C). Dadurch entsteht einerseits der Gegensatz zwischen der übergipfelnden Sproßachse und den übergipfelten Telomständen (Blättern), und andererseits entsteht innerhalb der Blätter ein Gegensatz zwischen der Blattachse („Rhachis") und den übergipfelten Fiedern.

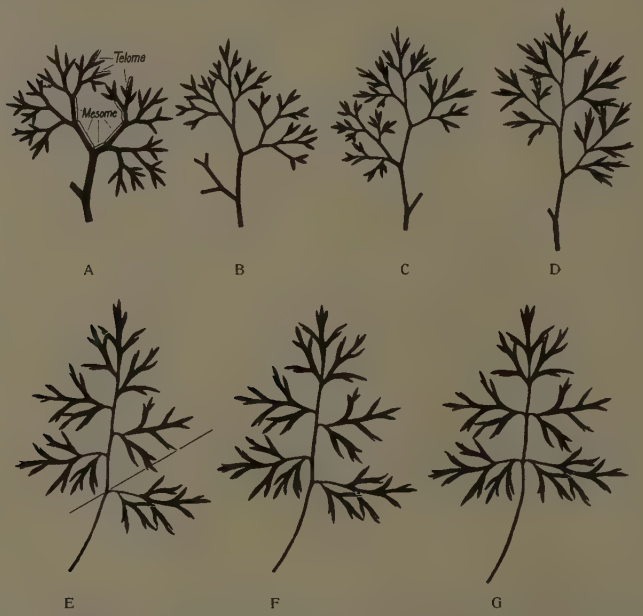


Fig. 22. Phylogenie des Laubblattes. A Urform (Psilophyten = *Hostimella*-Typ), B und C Übergang zur wechselständigen Fiederung, D—F wechselständige Fiederung und Übergang zur gegenständigen Fiederung, G gegenständige Fiederung (*Pulsatilla*-Typ). Die Winkelhalbierende in E entspricht der Symmetrielinie des Telomstandes in A.

Letztere standen entsprechend der (unter makrophyll belaubten Pflanzen vorherrschenden) Pendelübergipfelung zunächst wechselständig (Fig. 22 E).

Durch die „Aggregation", d. h. durch eine rhythmische Verkürzung jedes zweiten Mesoms der Achse wurden die Fiedern gegenständig (Fig. 22 G). Innerhalb der Seitenfiedern stehen dagegen bei *Pulsatilla*-Blättern die Fiedern höherer Ordnung noch wechselständig. Ja, als Anomalie tritt sogar bei *Pulsatilla* noch das Zwischenstadium der wechselständigen Fiedern I. Ordnung auf (vgl. Fig. 23 B). Umgekehrt geht bei manchen anderen Fiederblättern die rhythmische

Aggregation noch weiter. Bei vielen Umbelliferen-Blättern (z. B. *Carum Carvi*) finden wir auch die Fiedern höherer Ordnung wechselständig gestellt. Ähnliches gilt für manche — allerdings auch durch die Verwachsung der Endauszweigungen abweichenden — Ranunculaceen-Blätter (z. B. *Actaea*, *Aquilegia*, *Thalictrum* usf.) (vgl. Fig. 20 und unten S. 477).

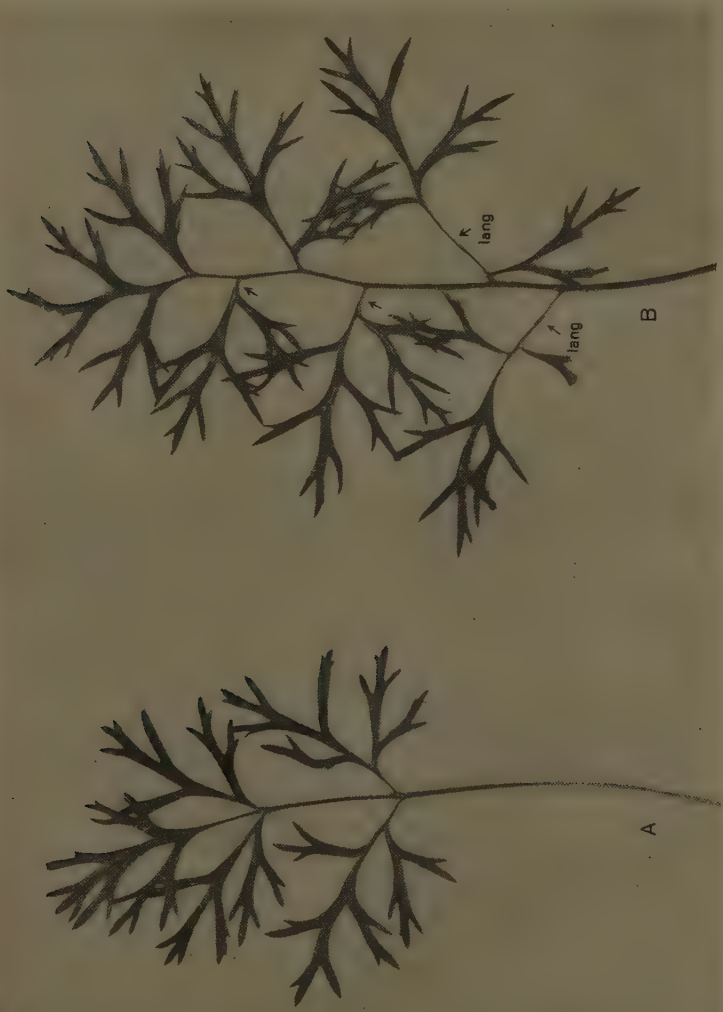


Fig. 23. A Normales Fiederblatt mit gegenständigen Fiedern I. Ordnung, B Wechselständig gefiedertes Blatt von Schwesterpflanze. Bemerkenswert sind die als „lang" bezeichneten, bzw. durch einen Pfeil markierten langen „Internodien". Sie sind ein Beweismittel für die Übergipfelung aus Gabeltelomen, da sie völlig der in Fig. 22 E gezeichneten Winkelhalbierenden (Symmetrielinie) entsprechen. Versuchsnr. 33 331/3 und 33 331/4, Juli 1935.

Wie können wir diesen Entwicklungsgang beweisen? Die Gesamtheit der Blattgestalten belegt (namentlich mit ihren zahllosen Übergangsbildungen) die in Fig. 22 geschilderte Reihe an sich zweifelsfrei. Man könnte nur verschiedener Meinung sein, ob sich die Entwicklung gerade in dieser von uns geschilderten Richtung abgespielt hat, oder ob nicht etwa umgekehrt die von uns als primitiv angesehenen thallophytischen Stadien der Psilophyten stark abgeleitet sind. Goebel und seine Schule (z. B. Troll) haben beispielsweise die Psilophyten in diesem Sinne als reduziert angesprochen. Gegen diese letztgenannte Annahme sprechen aber die fossilen Belege. Unter den ältesten Landpflanzen, im Frühdevon, herrschen eindeutig die gabeligen Triebgestalten nach Art der Psilophyten vor. Vor ungefähr 10 Jahren habe ich nach den damaligen frühdevonischen Fossilfunden 80% rein gabelig sich verzweigende Arten errechnet (Zimmermann 1930a). Auch heute ist trotz der bedeutsamen Neufunde für Obersilur und Frühdevon das Bild kein anderes. Auf fast allen Fundschichten dieser ältesten Landflora herrscht jene Pflanzengestalt, die man nach dem häufigsten Befund „*Hostimella*-Typ“[1]) oder nach dem bestbekannten Fossil „*Rhynia*-Typ“ nennen kann.

Für unsere Frage der großflächigen Blattentwicklung können wir hier außer acht lassen, daß als nächst häufiger Typ in dieser altpaläozoischen Flora gabelig verzweigte und mikrophylle Sprosse auftreten, wie sie bis heute z. B. *Lycopodium* überliefert. Wir könnten diese Tatsache deshalb außer acht lassen, weil auch ein etwaiger Entwicklungsweg von mikrophyll belaubten Ahnen zu Sprossen des *Pulsatilla*-Typs nur in den uns hier nicht beschäftigenden untergeordneten Einzelheiten (z. B. der Entstehung von Emergenzen) eine Rolle spielen könnte. Auch Autoren die mit Ahnenformen nach Art von *Asteroxylon* rechnen, stimmen grundsätzlich mit dem oben geschilderten Entwicklungsweg überein.

Troll hat allerdings in einer nach Fertigstellung der vorliegenden Arbeit erschienenen Lieferung seiner „Vergleichenden Morphologie“ (Troll 1935ff., S. 959) die Meinung vertreten, eine vermutlich silurische, bärlapp-ähnliche Pflanze, *Baragwanathia*, spräche gegen die Ursprünglichkeit des *Hostimella*-Typs. Diese Auffassung von Troll ist irrig. Im Gegenteil, *Baragwanathia* ist eher eine Stütze meiner Auffassung, daß die Landvegetation auf Gestalten vom *Rhynia*- oder *Hostimella*-Typ zurückgeht.

Unter Beiseitestellung der Altersfrage der *Baragwanathia*-Flora, die keineswegs so „zweifellos“ entschieden ist, wie Troll meint, stelle ich folgendes fest:

1) Ich benutze hier den Namen „*Hostimella*“, um damit die gabeligen „nackten“ Telomstände zu bezeichnen, da die Bezeichnung ursprünglich allgemein so Verwendung gefunden hat. Es sei aber dahingestellt, ob manche Arten von *Hostimella* (z. B. die von Kräusel und Weyland zu *Asteroxylon elberfeldense* gestellten) nur Teile anderer, z. B. mikrophyller Pflanzen sind. Für alle Hostimellen kommt eine solche Zuordnung ja nicht in Frage.

1. Die Entdeckung von *Baragwanathia* hat unser Bild der ältesten Landflora mindestens nicht zu Ungunsten der Telomtheorie verschoben. Auf fast allen Funden der ältesten Landflora überwiegt zwar zahlenmäßig der *Hostimella*-Typ. Daneben war jedoch immer schon gleichzeitig oder nahezu gleichzeitig ein mikrophyller Bärlapp-artiger Typ (*Lycopodium*-Typ) nachgewiesen, von dem wir oben als Beispiel *Asteroxylon* erwähnten. Genau das gleiche Bild zeigen nun Lang und Cookson mit ihrer vermutlich silurischen Landflora (vgl. dazu auch Zimmermann 1938a, S. 589). Die neben „Hostimellen" auftretenden Baragwanathien lassen sich sogar noch leichter als die meisten Bärlapp-ähnlichen Pflanzen auf einen *Hostimella*-Typ zurückführen. Denn die nadelförmigen Blätter von *Baragwanathia* sind etwa 4 cm lang und mit einer Stele versehen, also typische Telome.

2. Von dieser, wie ich anderweitig (z. B. Zimmermann 1938a) ausgeführt habe, nicht mit 100% Sicherheit zu entscheidenden Frage nach einer Entstehung der mikrophyllen Sprosse (*Lycopodium*-Typ) ist die heute schon im Prinzip sicher zu entscheidende Frage nach einer Entstehung makrophyller Sprosse zu trennen, z. B. die Frage, ob die makrophyllen Sprosse sich von mikrophyllen herleiten.

3. Typische makrophylle Sprosse treten erst im Oberdevon, z. B. mit der „Gattung" *Archaeopteris*, auf, also in einer Zeitepoche, die viele (vielleicht 20—100) Millionen Jahre nach dem Auftreten der ersten Landvegetation liegt. Wir kennen heute schon so zahlreiche Funde der ältesten Landvegetation, daß wir mit Sicherheit sagen können: den typischen makrophyllen Sprossen gingen Landpflanzen voraus, die nicht makrophyll belaubt waren, die nämlich entweder dem *Hostimella*-Typ oder dem mikrophyll belaubten *Lycopodium*-Typ (Achse mit einfachen Nadelblättern oder Schuppen) angehörten. Höchstens finden sich Übergangsbildungen zwischen dem *Hostimella*-Typ und den makrophyll belaubten Sprossen, wie *Protopteridium*, *Aneurophyton* u. dgl. (vgl. unten)[1]).

4. Wenn wir uns auf die fossile Überlieferung stützen (wie das auch Troll durch seinen Hinweis auf *Baragwanathia* versucht), kommen als Ausgangspunkt der makrophyllen Sprosse nur der *Hostimella*-Typ und der schon sehr frühzeitig, z. B. durch *Baragwanathia* vertretene *Lycopodium*-Typ in Frage. Es geht aber nicht an, lediglich irgend einen Vertreter dieser Formen herauszugreifen; sondern wir müssen die Gesamtheit der fossilen Überlieferung einschließlich der gerade zwischen *Hostimella*-Typ und makrophyllen Sprossen so zahlreichen Übergangsformen in Rechnung ziehen.

5. Wie ich anderweitig schon ausgeführt habe, und auch hier (vgl. u. a. unten) ausführe, erlaubt die Gesamtheit der silurischen und devonischen Fossilien viel leichter einen Anschluß der makrophyllen Sprosse an den *Hostimella*-Typ als an mikrophylle Sprosse wie *Baragwanathia*. Denn in dieser altertümlichen Flora lebten als Übergangsformen zwischen beiden Typen gerade in der für den Wandlungs-

1) Selbst wenn wir bedingungslos zugeben, daß uns wahrscheinlich nicht gerade die allerältesten Landpflanzen erhalten sind, ist doch deutlich, daß die relative Reihenfolge: nicht-makrophylle Sprosse → makrophylle Sprosse schon durch die heutigen Fossilfunde einwandfrei belegt ist. Wie allgemein in der Paläontologie, wird man auch hier damit rechnen dürfen, daß neue Funde den Zeitpunkt des Auftretens dieser Formen weiter zurückverlegen. Aber, wenn — wie in unserem Falle — schon zahlreiche Funde vorliegen, wird durch solche Neufunde erfahrungsgemäß die relative Reihenfolge des Auftretens neuer Formen nicht gestört.

vorgang entscheidenden Zeit nicht nur die von Troll mit einer Handbewegung als untypisch beiseite geschobenen Zygopteroideen (*Coenopteridales*), sondern eine größere Zahl vermittelnder Formen (vgl. unten und Zimmermann 1930 und 1938a). Derart zeitlich und morphologisch vermittelnde Formen fehlen aber zwischen mikrophyllen Sprossen und Farnwedeln. Auch klingen zahlreiche Einzelheiten gerade der ältesten Farnwedel (was Troll in seiner „Kritik" gleichfalls nicht erwähnt) sehr stark an den *Hostimella*-Typ an. Ich erinnere nur an die zahlreichen Gabelmerkmale altertümlicher Pteridophylle, an die vorherrschende Katadromie usf. (vgl. unten).

6. Wenn Troll trotz dieser fossilen Belege die Ursprünglichkeit des *Hostimella*-Types auch heute noch bezweifelt, und wenn er auf die Ursprünglichkeit mikrophyller Formen großen Nachdruck legt, und wenn er gleichzeitig — in einer von ihm nicht erwähnten Übereinstimmung mit mir — die gemeinsame Herkunft makrophyller und mikrophyller Sprosse annimmt, kann das in phylogenetischer Formulierung nur heißen: „die makrophyllen Sprosse gehen auf mikrophylle zurück". Es wäre allerdings gut, wenn Troll diese Konsequenz seiner Ausführungen über *Baragwanathia* nicht nur in eine aphoristische Kritik der Telomtheorie kleiden würde, sondern positiv darlegen würde, wie denn aus mikrophyllen Sprossen makrophylle entstanden sind. Bei einer — etwa zeichnerisch und durch fossile Zwischenstufen belegten — derartigen Ableitung tritt nämlich die Schwierigkeit einer solchen Phylogenetik und damit die Unhaltbarkeit der Trollschen Kritik klar zutage. Auch hier muß wieder unterstrichen werden: Man kann Theorien (wie phylogenetische nach Art der Telomtheorie) nur dadurch widerlegen, daß man auf Grund des gesamten Materials zeigt, daß die gegenteiligen Ansichten wahrscheinlicher sind.

Es gibt allerdings einen Weg, wie aus mikrophyllen Sprossen blattähnliche Bildungen entstanden sind, die an Farnwedel oder an andere, etwa im *Pulsatilla*-Blatt überlieferte, makrophylle Belaubungen erinnern. Das sind die „Scheinblätter" mancher heutigen *Selaginellen*, auf die ich schon früher (vgl. Zimmermann 1930, S. 62) aufmerksam gemacht habe. Hier handelt es sich aber um relativ junge Bildungen. Auch entspricht der Umbildungsweg, als Übergipfelung von Gabelsprossen, grundsätzlich dem hier von mir vertretenen Bildungsmodus der makrophyllen Sprosse (vgl. oben S. 464 und Troll 1935ff., S. 468ff., Fig. 22). Die Unterschiede betreffen nur untergeordnete Fragen, z. B. ob die Telome ursprünglich mit Emergenzen besetzt waren, wie sie heute noch an den Stielen mancher Farnwedel sitzen.

Der Kernpunkt der Trollschen Einwände liegt allerdings auch hier in seiner von ihm selbst betonten nicht-phylogenetischen Einstellung. Umso schärfer aber muß der Versuch zurückgewiesen werden, von dieser ganz andersartigen Basis aus eine von den phylogenetisch eingestellten Morphologen durchweg angenommene Theorie wie die Telomtheorie dadurch zu kritisieren, daß einzelne phylogenetische Unterlagen aus ihrem Zusammenhang gerissen werden und damit für die Gesamtheit der phylogenetischen Gegebenheiten ein völlig schiefes Bild gezeichnet wird.

Mit dem Oberdevon wird die Herrschaft des *Hostimella*-Typ abgelöst durch einen Sproßtyp mit echten Farnwedeln. Zahlreiche Übergangsbildungen, z. B. *Protopteridium*, *Aneurophyton* u. a., vermitteln zwischen *Hostimella*-Typ und Sprossen mit Farnwedeln. Wir können

vielleicht diesen neuen Typ der „Farnpflanze" nach einer schon im Oberdevon vertretenen und im Karbon verbreiteten Form als „*Sphenopteris*-Typ" bezeichnen. Zum Beispiel für Oberdevon und Karbon können wir unbedingt von einer Herrschaft der großflächigen „Farnwedel" (genauer Pteridophylle) nach Art des *Sphenopteris*-Types sprechen[1]). Dabei herrschen bezeichnenderweise im Oberdevon und Unterkarbon insbesondere jene Pteridophylle wie *Sphenopteridium (Rhodea)*, *Archaeopteris*, die *Coenopteridales* u. a. vor, bei denen die Anklänge an den *Hostimella*-Typ durch die Selbständigkeit der Endauszweigungen („Telome") und durch die deutliche Gabelung an den verschiedensten Wedelstellen sehr stark sind. Bedeutsam für die Herausbildung des *Sphenopteris*-Typs aus dem *Hostimella*-Typ ist auch, daß ganz allgemein (mehr als 98%) die oberdevonischen und karbonischen Pteridophylle wechselständig gefiedert sind. Denn vom *Hostimella*-Typ führt die Pendelübergipfelung natürlich zunächst zu einem wechselständig aufgebauten Fiederblatt.

Auf die für die Blattentwicklung selbst unwesentliche Frage des Zusammenhangs mit der Fortpflanzungsentwicklung (Isosporie, Heterosporie, Samen) gehen wir anläßlich der Frage einer Phylogenie der Blattfolge ein. Wir können diese Frage deshalb für die Frage einer Umrißphylogenie des Laubblattes als unwesentlich bezeichnen, weil gerade die karbonischen Farne und Pteridospermen gezeigt haben, daß sich beide Merkmale: die Gestaltung der Phyllome und die Ausbildung der Sporen, weitgehend unabhängig in verschiedenen Parallelreihen umgebildet haben. Es ist für unsere Frage auch nicht wesentlich, ob in einzelnen Entwicklungswegen vorübergehend eine solche Abwandlung einmal wieder rückgängig verlaufen ist.

2. Phylogenie der Blattfolge bei *Pulsatilla*.

Die grundsätzliche Antwort auf dieses phylogenetische Problem ist klar: Die reichgegliederte Blattfolge bei *Pulsatilla* ist erst im Laufe der Landpflanzenphylogenie geworden. Zweifellos hatten die Ahnen sowohl auf dem Psilophytenstadium wie auf dem Stadium des *Sphenopteris*-Typs noch nicht die reiche Arbeitsteilung der Phyllome, die wir heute bei *Pulsatilla* finden. Die erste Differenzierung setzte ein bei der Vereinigung der fertilen Telomstände zu Sporophyllen und der sterilen Telomstände zu Laubblättern. Die Laubblätter hatten wohl anfangs reinen Trophophyll-Charakter. Wir können es dahingestellt lassen, ob als Zwischenstufe auch gemischte Phyllome entstanden, wie ich sie in Fig. 1 (Farnstufe) angedeutet habe. Jedenfalls finden wir

1) Namentlich, wenn wir wiederum den unter Lycopsiden und Sphenopsiden bis heute durchgehaltenen mikrophyllen Typ und die Gondwanaflora der damaligen antarktischen Gebiete außer acht lassen.

bei allen für die phylogenetische Verwandtschaft in Frage kommenden devonischen und karbonischen Kormophyten noch nicht die reiche Arbeitsteilung der Angiospermenphyllome.

Sobald wir aber mehr auf Einzelheiten eingehen, werden unsere Antworten unsicher. Und doch wäre es sehr wichtig, klar zu sehen, weil es sich im Grunde um die Frage nach der Phylogenie der Angiospermenblüte handelt[1]).

Die Ursache unserer Unsicherheit ist offensichtlich. Die Arbeitsteilung der Phyllome beruht auf einer Verflechtung der vegetativen Phylogenie und der Phylogenie der Fortpflanzungsorgane. Beispielsweise sind zwar die Kotyledonen offensichtlich metamorphosierte Laubblätter, also ursprünglich vegetative Organe. Und doch konnte ihre phylogenetische Herausdifferenzierung erst stattfinden, als die Fortpflanzungsweise die Stufe der Samenbildung erreicht hatte. Ähnlich ist die Ausbildung der Hochblätter, der Perigonblätter usw. sowohl vom Entwicklungsgang der vegetativen Organe wie der Fortpflanzungsorgane abhängig.

Die Schwierigkeit ist hier, wie gesagt, die Verflechtung beider phylogenetischer Prozesse. Jeweils der einzelne Ablauf ist klar. Sowohl die vegetative Entwicklung, wie auch die Fortpflanzungsentwicklung (also die Merkmalsphylogenie, der einzelne Abwandlungsablauf) ist in beiden Fällen deutlich und meist anerkannt. Das gilt auch für die Fortpflanzungsentwicklung. Denn beispielsweise die klassische Hofmeistersche Reihe: Isosporie → Heterosporie → Samenfortpflanzung entspricht unverkennbar dem Gang der phylogenetischen Entwicklung[2]).

Wie aber steht es mit der Verflechtung beider Prozesse? Ausgangspunkt und Endpunkt beider Entwicklungsreihen sind uns auch in ihrer Kombination gegeben. Ausgangspunkt für beide Entwicklungsreihen, sowohl für die vegetative wie für die Fortpflanzungsentwicklung ist der *Hostimella*-Typ, der gleichzeitig das primitive vegetative Merkmal (mangelnde Arbeitseinteilung der gabelig verzweigten Telome) wie das primitive Fortpflanzungsmerkmal (mangelnde Arbeitsteilung der Sporen = Isosporie) vereinigt[3]). Der Endpunkt liegt für uns hier

1) Die Phylogenie der Angiospermenblüte kann natürlich in diesem Aufsatz nicht eingehend behandelt werden. Ich möchte aber nur betonen, daß merkmalsphylogenetisch auch hier sehr viel mehr Daten vorliegen, als man gemeinhin glaubt.

2) Entgegen manchen neuerdings auftauchenden Zweifeln habe ich das anderweitig statistisch-phylogenetisch belegt (vgl. z. B. Zimmermann 1932).

3) Gerade wegen dieser Vereinigung so zahlreicher primitiver Merkmale kann man die *Rhyniaceae* als „Urlandpflanzen" schlechthin bezeichnen.

in *Pulsatilla* fest. Aber es fehlt an eindeutig anerkannten Zwischenpunkten zwischen der Zeit des Mitteldevon und der Unterkreide, in der zuerst die Angiospermen (scheinbar schon vollendet) auftreten.

Prinzipiell sind für solche Zwischenpunkte — etwa an der Devon-Karbonwende — folgende Denkmöglichkeiten gegeben und auch schon angenommen worden (vgl. z. B. Arber sowie Arber u. Parkin):

1. Die Fortpflanzungsphylogenie ist der vegetativen Phylogenie stark vorausgeeilt. Schon auf einem (uns noch nicht bekannten) vegetativen Psilophytenstadium ist die Stufe der Samenfortpflanzung oder mindestens der Heterosporie erreicht worden.

2. Die Fortpflanzungsphylogenie hat mit der vegetativen Phylogenie einigermaßen Schritt gehalten. Ein Beispiel sind die karbonischen Pteridospermen, etwa *Sphenopteris Hoeninghausi* (*Lyginopteris Oldhamia*). Die Fortpflanzungsphylogenie hat hier zwar schon die Stufe der Samenfortpflanzung erreicht, aber noch in einer relativ primitiven Form (Gymnospermie mit Spermatozoenbefruchtung).

Daß es sich bei den Pteridospermen um eine relativ primitive Fortpflanzungsform handelt, wird ebenfalls durch die Fossilfunde eindeutig belegt und keineswegs durch das heutige Vorkommen (etwa bei *Cycas*) widerlegt. (Auch Isosporie kommt ja heute noch vor!)

Vegetativ liegt der Fortschritt darin, daß der typische Sproß mit Fiederblättern erreicht wurde, aber in Einzelheiten (z. B. in der rein wechselständigen Blattorganisation, in dem noch sehr an die Psilophyten anklingenden „offenen", weitgehend gegabelten Leitbündelsystems usf.) primitive Zustände erhalten blieben.

Im übrigen muß ohne weiteres zugegeben werden, daß die wenigen bis heute wirklich genau bekannten Pteridospermen in ihren persönlichen Eigentümlichkeiten (z. B. *Lyginopteris* als Liane im Bau des Stammes) offensichtlich Sonderwege der Entwicklung eingeschlagen haben. Solche Eigenheiten machen die bekannten Pteridospermen als direkte Ahnen der heutigen Angiospermen unwahrscheinlich. Aber die gemeinsamen Merkmale der Pteridospermen sind diejenigen, die wir für den phylogenetischen Entwicklungsgang erwarten dürfen[1]). Merkmalsphyletisch vermittelt also die Organisationsstufe der Pteridospermen gut zwischen dem *Hostimella*-Typ und dem *Pulsatilla*-Typ.

3. Die Fortpflanzungsphylogenie hinkt der vegetativen Phylogenie hinten nach. Beispielsweise könnte an der Devon-Karbonwende schon ein relativ fortgeschrittenes vegetatives Stadium — sei es der *Sphenopteris*-Typ, sei es der (bisher für diese Zeit noch nicht nachgewiesene) *Pulsatilla*-Typ — erreicht sein. Und trotzdem könnte die Fortpflanzung in der Ahnenlinie bei *Pulsatilla* noch auf der Stufe der Sporenfort-

1) Vgl. Zimmermann 1930.

pflanzung gestanden sein. An sich existiert dieser Typ auch heute noch bei manchen isosporen Pteridophyten. Die Frage ist nur, ob ein solches Stadium im Entwicklungsgang zu *Pulsatilla* durchlaufen wurde[1]).

Eine Entscheidung zwischen diesen drei Denkmöglichkeiten ist nicht eindeutig zu fällen. Ich selbst neige zur zweiten Annahme, die gerade durch die Pteridospermen am besten belegt ist. Wie betont, fehlt es aber an genügend zahlreichen sicher erkannten fossilen Formen, um die beiden anderen Möglichkeiten ausschließen zu können.

Ich habe trotz des mehrdeutigen Ergebnisses diese Frage etwas ausführlicher erörtert, einmal um zu zeigen, welche Fragen hier noch künftig in Angriff genommen werden müssen. Ferner zeigt diese offene Frage um so deutlicher, daß wir unabhängig von solchen offenen, eigentlich sippenphyletischen Problemen, unsere merkmalsphyletischen Antworten heute schon sicher geben können[2]): Ganz einerlei, wann und unter welchen vegetativen Zuständen die Samenfortpflanzung erreicht wurde, — bevor es eine Samenfortpflanzung gab (also vor dem Oberdevon), war eine Herausbildung von Kotyledonen und von Phyllomen der Blütenregion undenkbar. Erst als es Samen gab, differenzierten sich die ersten Phyllome zu den Speicherorganen der Kotyledonen. Und erst als die Sporophylle sich zu Blüten vereinigten — wahrscheinlich sogar erst als Zwitterblüten entstanden —, differenzierten sich in der Übergangsregion zwischen den Trophophyllen und den Sporophyllen die Hochblätter bzw. Kelchblätter und Kronblätter, Perigonblätter, Nektarien usf. aus.

Die Entscheidung, wie die letztgenannte Differenzierung vor sich ging, ist kaum generell zu geben[3]). Es ist unmöglich, allgemein zu behaupten, beispielsweise die Perigonblätter oder die Kronblätter stammten von Hochblättern ab, oder aber umgekehrt von Staubblättern. Wer eine solche Behauptung aufstellt, der übersieht den hologenetischen Zusammenhang. Es wandelt sich ja auch nicht ein fertiges Organ, ein fertiges Hochblatt oder ein fertiges Staubblatt in ein Perigonblatt bzw. Kronblatt, sondern der Vegetationspunkt gliederte bei den Ahnen andere Phyllome aus als bei den Nachfahren.

Die erste Frage, die wir also beantworten müssen, lautet: In welcher Weise differenzierte der Vegetationspunkt bei jenen Ahnen, welche noch keine Perigon-

1) Anhänger dieser Auffassung sind jene Phylogenetiker, die schlechthin „die Farne" als Vorläufer der Samenpflanzen bezeichnen.

2) Ich muß diesen Vorzug der Merkmalsphylogenetik deshalb immer wieder unterstreichen, weil Gegner der Phylogenetik in agitatorischer Weise jedes Eingeständnis von Schwierigkeiten der Sippenphylogenetik ausnutzen, um die gesamte Phylogenetik als unsicher hinzustellen.

3) Vgl. Zimmermann 1930, S. 331ff., und 1934a, S. 26.

blätter bzw. Kronblätter hatten, die Phyllome in der Übergangsregion aus? Vor allem ist die Frage wichtig: Waren in dieser Übergangsregion und in den anschließenden Regionen die Phyllome schon zahlenmäßig und diagrammatisch streng festgelegt, wie wir das im allgemeinen bei den heutigen zyklischen Angiospermenblüten finden? Es mag vereinzelte solche Fälle geben. Zum Beispiel nimmt Mattfeld 1938 — wenn ich seine Ausführungen richtig verstanden habe — an, daß bei den Caryophyllaceen-Ahnen auf einen Kelchzyklus ein alternierender (und damit zahlenmäßig festgelegter) Staubblattzyklus folgte. Ferner sollten sich dann die Staubblätter in einen äußeren eigentlichen Kronblattkreis und in den inneren Kreis der epipetalen Staubblätter entfalten. Es soll durchaus nicht bestritten werden, daß solche Fälle vorkommen mögen. Ich stimme aber mit Mattfeld überein, daß es sich hier nicht um eine allgemeine Lösung des Problems einer Herkunft der Perigonblätter bzw. Kronblätter handelt[1]). Vor allem ist diese Lösung unmöglich für diejenigen Ahnen, bei denen die Phyllome in der fraglichen Region noch spiralig und damit zahlenmäßig nicht streng determiniert standen. Zu diesen Fällen gehören — außer den gemeinsamen Angiospermen-Ahnen überhaupt — wohl auch die gemeinsamen Ahnen der Ranunculaceen insbesondere der Gattung *Anemone* (bzw. *Pulsatilla*). Ist doch noch bei *Pulsatilla* in der gesamten Blütenregion die spiralige Anordnung der Phyllome deutlich und die Phyllomzahl wenig streng determiniert (Zimmermann 1934). Für diese Fälle ist es mir daher sehr viel wahrscheinlicher, daß bei den Ahnen schon immer eine gleitende Übergangsregion von Trophophyllen zu Sporophyllen geherrscht hat, und daß die Herausbildung von Hochblättern, Kelchblättern, Kronblättern bzw. Perigonblättern im wesentlichen eine strengere Formung dieser Übergangsbildung bedeutet (vgl. die Rückschlagsanomalie der Fig. 18).

Eine weitere Frage ist: wann haben sich die Schuppenblätter herausdifferenziert? Auch diese Frage ist nicht sehr leicht zu entscheiden. Auf der einen Seite finden wir schon recht frühe (im Karbon) in manchen Aphlebien bei Sprossen mit Farnwedeln (Pteridophyllen) Gebilde, die an Schuppenblätter erinnern. Gewiß, diese bisher bekannt gewordenen karbonischen schuppenähnlichen Bildungen kommen als Vorläufer der *Pulsatilla*-Schuppen nicht in Frage. Aber sie zeigen, daß Schuppen relativ früh auftreten können. Auf der anderen Seite erscheinen die Schuppen bei Dikotylen (und so auch bei den Pulsatillen) offensichtlich als Anpassung an die winterliche Unbill gemäßigter Regionen. Aus der Florenverteilung heraus hat man aber als Ursprungsort der Angiospermen im allgemeinen die Tropen angenommen und die Besiedlung der gemäßigten Zonen (hierzu gehört u. a. die Herausbildung der Ranunculaceen mit ihren vorherrschenden Kräutern und Stauden) als eine sekundäre Erscheinung. Auf Grund solcher Überlegungen wird man in den Dikotylenschuppen eine relativ späte Entwicklungserscheinung sehen. Mir scheint — namentlich in An-

1) Arber u. Parkin hatten diese Auffassung als eine allgemeine Lösung des phylogenetischen Blütenproblems für die Angiospermen vertreten.

betracht der relativ deutlichen Blattspreite an den *Pulsatilla*-Schuppen (vgl. Fig. 17) — diese letztgenannte Ansicht die wahrscheinlichere. Allerdings erkenne ich an, daß dieser lediglich auf heutige Organismen gründende Schluß nicht unbedingt zwingend ist.

Eine Besprechung der phylogenetischen Abwandlung der übrigen Phyllome würde in unserem Rahmen zu weit führen. Für unsere Frage war ja auch nur wichtig, festzustellen, daß die mannigfaltige Gestaltung der Phyllome bei *Pulsatilla* ein stark abgeleiteter Zustand ist.

3. Phylogenie der Laubblatt-Typen bei den Ranunculaceen.

Wir haben bisher noch nicht endgültig Stellung genommen zur Frage, ob das Laubblatt von *Anemone Pulsatilla* wirklich der primitivste Typ unter den Ranunculaceen ist. Vielleicht ist ein anderer Ranunculaceen-Typ in einzelnen Merkmalen doch noch primitiver — auch wenn das *Pulsatilla*-Blatt durch seinen guten Anschluß an die Ur-Kormophyten (vgl. Fig. 22) eine relative Primitivität erhalten hat[1]).

Die Entscheidung dieser Frage stellt wieder die zwei Aufgaben: phylogenetische Ableitungsreihen innerhalb der Ranunculaceen aufzustellen und die Richtung festzustellen, in der solche Reihen gelesen werden müssen. Das heißt, wir werden erst die Merkmale feststellen, in denen sich der *Pulsatilla*-Typ von anderen Ranunculaceen unterscheidet. Dann werden wir ein Urteil über die Primitivität des einen oder anderen Merkmals suchen. Wichtige Unterschiede finden wir in folgenden Merkmalen:

a) Verwachsungsgrad: Der *Pulsatilla*-Typ mit den vielen freien Zipfeln und der *Caltha*-Typ mit der geschlossenen Blattfläche (Fig. 20) sind die beiden Endglieder einer Reihe, in der z. B. *Actaea*-Typ, *Aquilegia*-Typ und *Hepatica*-Typ vermitteln.

b) Verschieden starke Aggregation[2]). Beim *Pulsatilla*-Typ sind die Fiedern I. Ordnung aggregiert (gegenständig gestellt); bei anderen Typen stehen auch die Fiedern II. Ordnung, ja sogar III. Ordnung gegenständig (vgl. z. B. Fig. 20 *Actaea*-Typ und *Aquilegia*-Typ).

1) Diese relative Primitivität wird natürlich durch die Behandlung der folgenden Sonderfragen nicht unsicherer. Das ist wichtig, da wir in diesen Sonderfragen einige Probleme offenlassen müssen.

2) Aggregation nenne ich den phylogenetischen Ausfall oder die phylogenetische Verkürzung eines Mesoms, bzw. der von Mesomen phylogenetisch ableitbaren Internodien- und Rhachisglieder. Infolge einer rhythmischen Aggregation, d. h. infolge Ausfalls jedes 2. Mesoms, bildet sich ein Organ mit wechselständigen Seitenorganen zu einem Organ mit gegenständigen Seitenorganen um (vgl. über „Aggregation" auch Zimmermann 1938a, S. 578ff., und 1938b, S. 389f.).

c) Ungleiche Ausdehnung der Blattflächenachse. Dem gestreckten *Pulsatilla*-Typ steht z. B. der gestauchte *Ranunculus*-Typ gegenüber.

d) Zipfelzahl. In ähnlicher Weise, wie wir das zuvor (S. 441f., Primärblätter) für die Blattfolge geschildert haben, werden bei den verschiedenen nichtverwachsenen Ranunculaceen-Blättern bald mehr und bald weniger Fiedern ausgebildet (vgl. z. B. Fig. 20 *Pulsatilla*-Typ A und B oder *Ranunculus*-Typ A, B und C).

Diese einzelnen phylogenetischen Merkmalsabwandlungen entsprechen deutlich den „Elementarprozessen" der Telomtheorie (vgl. Zimmermann 1938b).

a) Verwachsung (Syngenie) der Fiedern. Die ursprünglichen Telome waren nur an ihrer Basis verbunden. Sowohl innerhalb der Pteridophylle wie bei den Pteridophyten-Blättern ganz allgemein[1]) überwogen unter den ältesten Formen die nicht oder wenig verwachsenen Formen; erst später kommen stärker verwachsene Blätter dazu. Auch für die Ranunculaceen sind mindestens die völlig verwachsenen Blätter (*Caltha*-Typ, Fig. 20) unverkennbar etwas Abgeleitetes. Denn der *Caltha*-Typ ist beschränkt auf einige Zweige weniger Gattungen (*Ranunculus*, z. B. *Lingua*, *Thora* und *graminea*, *Ficaria*, *Caltha*, *Myosurus*, *Halerpestes* und *Clematis*, z. B. *integrifolia*).

Die Verwachsung besteht einerseits in einer Verbindung durch parenchymatisches Gewebe und andererseits in Anastomosen der Leitbündel. Je mehr die Verwachsung zu einem geschlossenen Blattrand führt, um so stärker sind auch die Anastomosen, so daß die ursprüngliche Fiederaderung undeutlich wird. Unter den neueren phylogenetisch eingestellten Morphologen hat z. B. Lam (1932, S. 153ff.) „die Blätter der Burseraceen und der damit verwandten Familien phylogenetisch als reduzierte Zweige" und damit das „unifoliate" Blatt als phylogenetisches Verwachsungsprodukt eines Fiederblattes angesehen. Allerdings hat sein Schüler Sinia (1938) diese Theorie fallen gelassen und sich der herrschenden morphologischen Theorie angeschlossen, die im ungeteilten Blatt die Urform sieht. Man muß dabei jedoch berücksichtigen, daß die letztgenannte morphologische Theorie im eigentlich phylogenetischen Sinne kaum vertreten worden ist.

b) Aggregation (Gegenständigwerden) von Fiedern höherer Ordnung, z. B. bei *Aquilegia* (Fig. 20). Im Grunde handelt es sich genau wie bei der Hauptachse (vgl. oben S. 476) um

1) Über das Blatt von *Sphenophyllum* vgl. z. B. Zimmermann 1930a, S. 41.

eine rhythmische Reduktion jedes 2. Achsenmesoms. Wir sahen, daß für die meisten Ranunculaceen die Hauptachse regelmäßig gegenständig gefiedert ist. Allerdings sind bei manchen Ranunculaceen-Blättern, z. B. auch bei *Pulsatilla* ausnahmsweise die Fiedern I. Ordnung wechselständig (Fig. 23). Am häufigsten fand ich diese wechselständige Stellung bei *Nigella*-Blättern.

Demgegenüber sind normalerweise die Fiedern I. Ordnung selbst sowohl beim *Pulsatilla*-Blatt wie auch bei den Blättern anderer Ranunculaceen wechselständig gefiedert. Sie haben also in diesen wechselständigen Auszweigungen ein primitives Merkmal bewahrt — eine Parallelerscheinung zur gleichfalls primitiven Aderung der Pteridophylle.

Auch die Pteridophylle bewahrten ja (namentlich im Paläozoikum, zum Teil bis heute) in den letzten Auszweigungen, also z. B. in den Adern der Fiederchen, das ursprüngliche Merkmal der Gabelung. (Vgl. Zimmermann 1938a, Fig. 11).

Abgesehen von den Fossilfunden spricht auch die Verteilung wechselständiger Fiedern höherer Ordnung bei den Ranunculaceen-Blättern dafür, daß gegenständige Fiedern etwas Abgeleitetes sind. Nur einzelne Zweige der ganzen Ranunculaceen-Familie, wie die Gattungen *Thalictrum* und *Aquilegia* sind durch regelmäßig gegenständige Fiedern höherer Ordnung charakterisiert.

Im Gegensatz zu unseren anderen phylogenetischen Ableitungen wird diese Auffassung, daß die gegenständige Stellung etwas Abgeleitetes darstellt, etwas häufiger von Morphologen, namentlich der phylogenetischen Richtung geteilt[1]). Beispielsweise tritt auch Lam bei den Burseraceen dafür ein, daß die Aggregation eine phylogenetische Erwerbung ist, wenn er 1932, S. 151, sagt: „Ich sehe darin" (in der wechselständigen Fiederung) „ein primitives Verhalten,

1) Troll ist allerdings auch hier wieder abweichender Meinung. Er lehnt (1936, S. 19) die phylogenetische Ableitung der gegenständigen Blattstellung von einer wechselständigen mit den Worten ab: „Die kritische Untersuchung lehrt das Gegenteil: die Fiederblätter mit alternierender Anordnung der Segmente zeigen in der Jugend in den meisten Fällen Opposition der Fiederanlagen . . .". In entsprechender Weise wird auch in Übereinstimmung mit Goebel von Troll (z. B. 1935ff., S. 100 und 409ff.) die gegenständige Blattstellung als „ursprünglich" bezeichnet, weil an der Basis von Dikotylensprossen die Blätter meist opponiert stehen. Wie ich schon mehrfach betont habe, scheint es mir keine „kritische" Untersuchung, wenn man in dieser Weise Ontogenie und Phylogenie verwechselt, noch dazu ohne das „Biogenetische Grundgesetz" für solche Fälle anzuerkennen. Überdies trifft es mindestens für *Pulsatilla* auch ontogenetisch nicht zu, daß die wechselständig gestellten Fiederanlagen gegenständig entstehen (vgl. oben S. 425) — ganz abgesehen von der historisch schiefen Darstellung, die Troll in der zitierten Arbeit (1936) von der Erkenntnis einer phylogenetischen Aggregation gibt.

da die alternierende Blattstellung einen älteren, die opponierte dagegen einen jüngeren Typus vertritt".

C. Die Stauchung der Oberblattachse (*Ranunculus*-Typ, Fig. 22). Diese Stauchung beruht auf einer Verkürzung der Rhachismesome und auf einer relativen Verstärkung der basalen Fiederteile. Das wird deutlich, wenn wir als extreme Gegensätze z. B. den *Pulsatilla*-Typ und den *Ranunculus*-Typ vergleichen.

Beim *Pulsatilla*-Typ, also beim Blatt von *Pulsatilla vulgaris*, finden wir oberhalb der basalen Fiedern I. Ordnung noch eine Serie von 4—6 (an Größe und Verzweigung langsam abnehmenden) Fiederpaaren I. Ordnung. Das langsame Abnehmen dieser Fiederpaare bedeutet, daß sie jeweils etwa 1—2 Fiederchen weniger tragen als das nächst tiefere Fiederpaar. Dadurch machen sie aber bei *Pulsatilla* in ihrer Gesamtheit einen viel größeren Teil der Blattfläche aus als die beiden basalen Fiederpaare. Jedes einzelne Fiederpaar erscheint einigermaßen äquivalent dem nächst tieferen Fiederpaar. Das ist ja charakteristisch für alle typischen Fiederblätter. Dieser Eindruck einer Äquivalenz aller Fiedern I. Ordnung wird verstärkt dadurch, daß die Mesome zwischen den Fiederpaaren (vor allem zwischen den untersten Fiederpaaren) noch deutlich entwickelt sind.

Beim *Ranunculus*-Typ ist dagegen der apikale Abschnitt, also die Blattfläche oberhalb des basalen Fiederpaares I. Ordnung, so reduziert, daß dieser Abschnitt im ganzen jeder einzelnen Basalfieder I. Ordnung gleichwertig erscheint. Das Blatt erhält damit ein dreiteiliges Gefüge[1]): das apikale Fiedersystem (Mittellappen) und die zwei basalen Fiedersysteme (Seitenlappen). Allerdings bleibt (im Gegensatz zu Umbelliferen-Blättern und zum *Aquilegia*-Typ, vgl. Fig. 20) noch ein grundsätzlicher Unterschied zwischen dem apikalen Fiedersystem und den basalen Fiedersystemen erhalten: Wie beim Pulsatillentyp ist der Mittellappen, also das apikale Fiedersystem, symmetrisch gebaut, die beiden Seitenlappen, d. h. die basalen Fiedersysteme sind dagegen asymmetrisch. Die Ähnlichkeit wird dadurch unterstrichen, daß auch im apikalen Abschnitt, der damit zum Mittellappen wird, die Mesome völlig reduziert sind.

Die Homologisierung des apikalen Fiedersystems des *Pulsatilla*-Typs und des *Ranunculus*-Typs, so wie sie in Fig. 24 dargestellt ist, und wie sie der vorgehenden

1) Genau das gleiche zeigen übrigens auch die Umbelliferen-Blätter, wo auch die Bestimmungsbücher unterscheiden zwischen fiedriger und dreiteiliger Gestalt. Auch hier gibt es zahlreiche Übergänge, die erfahrungsgemäß die Einteilung auf zwei solche Typen erschweren.

Darstellung zugrunde liegt, ist allerdings nicht unbestritten. Sie steht im Widerspruch — auch wenn wir von der Frage der Abwandlungsrichtung ganz absehen — mit der herrschenden, von Schrödinger (1914, z. B. 43) und W. Troll (1935, z. B. S. 412) durchgeführten Homologisierung. Diese herrschende Homologisierung ist ausgedrückt in der Gegenüberstellung eines „polakronen" *Ranunculus*-Typs, bei dem die Fiedern in absteigender Ordnung entstehen (nämlich die in Fig. 24 mit römischen Nummern versehenen Fiedern) und eines „monakronen" Fiederblatt-Typs (z. B. des *Pulsatilla*-Typs), bei dem die Fiedern in „aufsteigender" Reihenfolge angelegt werden (nämlich die in Fig. 24 mit arabischen Nummern versehenen Fiedern).

Sobald wir aber eine phylogenetisch orientierte Homologisierung durchführen, sehen wir die Unmöglichkeit einer derartigen Einteilung leicht ein. Jedes Ranunculaceen-Blatt hat ja, wie Fig. 24 im Vergleich mit Fig. 20 wohl deutlich macht, sowohl eine aufsteigende wie eine absteigende Folge von Fiedern. Auch bei Blättern mit eindeutig akropetaler Entwicklung wie bei *Pulsatilla vulgaris* gibt es neben den

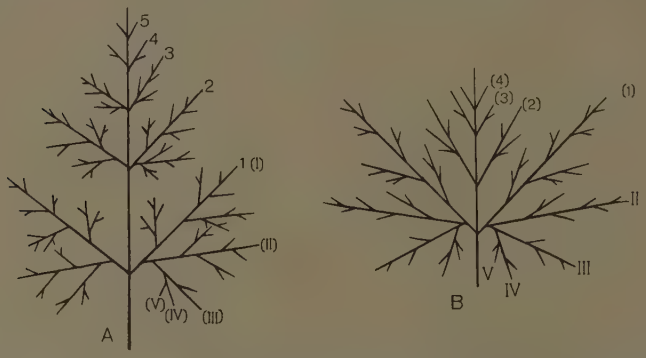


Fig. 24. A und B Vergleich des Blattaufbaus beim *Pulsatilla*-Typ (A) und beim *Ranunculus*-Typ (B). Arabische Zahlen = Fiedern I. Ordnung. Römische Zahlen = die Folge der Fiedern II., III., IV. und V. Ordnung.

akropetal ausgebildeten Fiedern I. Ordnung die „basipetale" Serie des *Ranunculus*-Typs (Fig. 24). Alle größeren Fiedern I. Ordnung, z. B. die Basalfiedern I. Ordnung, tragen eine Serie von je einer Fieder II., III. und folgender Ordnung, eine Serie, die natürlich auch beim *Pulsatilla*-Typ „basipetal" entsteht (vgl. oben S. 425). Umgekehrt erkennen wir auch leicht in den *Ranunculus*-Typen die „akropetale" Serie des *Pulsatilla*-Typs wieder: Im Endlappen folgen die Hauptfiedern (genau so wie die homologen Partien des *Pulsatilla*-Typs) in akropetaler Reihenfolge und werden auch hier in akropetaler Reihenfolge ontogenetisch angelegt.

Gerade innerhalb der Untergattung *Pulsatilla* (genauer in der Sektion *Campanaria* von *Anemone*) kann man diese Homologisierung durch alle nur denkbaren Übergänge zwischen dem *Pulsatilla*-Typ (z. B. *Anemone Pulsatilla*) und dem *Ranunculus*-Typ im Formenkreis von *Anemone* (*Pulsatilla*) *patens* und *vernalis* darlegen. Denn es bilden die Bastarde (z. B. *A. pratensis* × *patens*) sowie morphologisch vermittelnde Formen (z. B. aus dem Formenkreis *A. grandis-Halleri-styriaca-slavica*, vgl. Fig. 20, *Pulsatilla*-Typ B) eine lückenlos gleitende Reihe. Man wäre in völliger

Verlegenheit, wie man bei diesen Übergängen die Fiedern homologisieren sollte, wollte man entsprechend der Schrödinger-Trollschen Auffassung die grundsätzliche Verschiedenheit der akropetalen und der basipetalen Fiederserie vernachlässigen.

Nun zur Frage der Abwandlungsrichtung bei der Stauchung! Fast allgemein hat man — allerdings selten in ausgesprochen phylogenetischer Formulierung — den *Ranunculus*-Typ als den ursprünglicheren Typ angesehen, und den *Pulsatilla*-Typ davon abgeleitet (vgl. z. B. Beauverd, Zamelis usw.). Die Frage ist komplexer Art. Die verschieden starke Stauchung beruht auf zwei — wohl als „Elementarprozesse“[1]) unterscheidbaren — Veränderungen:

a) Abwandlung der Mesomlänge in der Rhachis.

b) Abwandlung des Massenverhältnisses zwischen Basal- und Terminalteilen des Oberblattes.

Deutliche Rhachismesome, die den *Pulsatilla*-Typ kennzeichnen, sind ohne Zweifel ein ursprüngliches Merkmal. Sie entsprechen den ursprünglichen Stadien nach der Übergipfelung und finden sich auch bei allen paläozoischen Pteridophyllen mit wechselständiger Fiederung (vgl. Fig. 22). Für die extreme Mesomreduktion des *Ranunculus*-Typs liegen also keine Anhaltspunkte einer wirklichen Ursprünglichkeit vor. Dagegen ist die untergeordnete Frage, wie lange nun die Mesome ursprünglich waren, ob sie mehr den langgestreckten Blättern wie in Fig. 20, *Pulsatilla*-Typ A oder mehr den vermittelnden Formen in Fig. 20, *Pulsatilla*-Typ B entsprachen, schwer zu entscheiden. Ich neige mehr zur letzteren Ansicht.

Sehr schwer zu entscheiden ist die verschiedene Massenverteilung im Oberblatt. Die Unterscheidung der relativen Primitivität des *Pulsatilla*-Typs und des *Ranunculus*-Typs stößt zunächst auf die in allen solchen Problemen auftauchende Frage: Auf welches Urstadium wollen wir bei derartigen vergleichenden Betrachtungen zurückgehen? Für uns kommen drei Stadien in Frage:

1. die gabelige Urform des Blattes;
2. ein Fiederblatt mit noch wechselständigen Fiedern I. Ordnung;
3. ein Fiederblatt bzw. 3teiliges Blatt mit gegenständigen Fiedern I. Ordnung.

Analysieren wir das Problem der Ursprünglichkeit zurück bis zum Augenblick der Übergipfelung, also bis zu einem Urstadium beim Übergang des Gabelblattes in ein Fiederblatt mit wechselständigen Fiedern I. Ordnung, dann ergibt sich folgendes Bild: Die eine Basal-

1) Vgl. Zimmermann 1935.

fieder, nämlich die morphologisch tiefer gestellte[1]), ist morphologisch gleichwertig dem ganzen übrigen Oberblatt. Sie entspricht also z. B. bei *Anemone* (*Pulsatilla*) *patens* der andern Basalfieder + Mittellappen[2]). Die morphologisch höherstehende Basalfieder ist wiederum gleichwertig dem Mittellappen. Das heißt, im Vergleich mit dem Gabelblatt-Typ, wie er in Fig. 22 A dargestellt ist, ist der *Ranunculus*-Typ durch seine relativ schwache Ausbildung des Endlappens primitiver als der *Pulsatilla*-Typ. Für einen solchen Schluß spricht auch das Vorkommen gestauchter, palmater Blätter bei den älteren Dikotylen (vgl. Sinnott u. Bailey).

Anders ist der Fall, wenn wir mit unserer Homologisierung nicht ganz so weit zurückgehen, sondern nur auf das Stadium mit vollendeter Übergipfelung, also auf ein typisches Fiederblatt. Auf diesem Stadium finden wir gerade unter den ältesten Fiederblättern, z. B. unter den karbonischen Pteridophyllen im allgemeinen langgestreckte Wedel. Das würde wieder — mindestens als vorübergehendes, etwa karbonisches Zwischenstadium — den *Pulsatilla*-Typ hinsichtlich seiner starken Terminalentwicklung relativ primitiv machen[3]).

Wenn wir so die Gesamtphylogenie der Kormophyten ins Auge fassen, können wir sagen: Der *Ranunculus*-Typ überliefert gegenüber dem *Pulsatilla*-Typ in den relativ stark entwickelten Basalfiedern ein primitives Merkmal. Die Stauchung des Blattes beim *Ranunculus*-Typ ist abgeleitet, soweit sie auf einer Mesomreduktion beruht, sie ist aber primitiv in der relativen Ausdehnung der Basalteile.

Es kommt jedoch eine Frage hinzu. Woher wissen wir, ob die Phylogenie immer geradlinig von Anfangs- zum Endglied durchlief,

1) Nicht nur an Blättern mit deutlich wechselständigen Fiedern I. Ordnung, sondern an fast allen *Pulsatilla*-Blättern kann man infolge unvollständiger Wechselständigkeit die eine Fieder I. Ordnung als morphologisch tieferstehend unterscheiden.

2) Die paläozoische Pteridophyllgattung *Mariopteris* ist durch solch ein kräftiges Basalfiederchen ausgezeichnet.

3) Ich möchte vermuten, daß die relativ gestauchten Blätter erworben wurden bei noch unbekannten jungpaläozoischen oder mesozoischen Angiospermen-Ahnen im Zusammenhang mit dem Erwerb einer reich verzweigten Baumkrone. In diesem Zusammenhang ist bemerkenswert, das auch heute *Pulsatilla vulgaris* ssp. *germanica* ihre fiederigen Laubblätter in einer Blattrosette ziemlich plagiotrop ausbreitet. *Pulsatilla patens* dagegen stellt ihre Blattstiele ziemlich steil aufrecht, so daß die einigermaßen horizontal stehende Blattfläche gegen den Blattstiel deutlich abgeknickt ist (ähnlich wie z. B. auch bei *Anemone nemorosa* und anderen Hemikryptophyten bzw. Kryptophyten mit Blättern vom *Ranunculus*-Typ). *Pulsatilla vulgaris* ssp. *grandis* vermittelt sowohl in der Blattstellung wie in der Blattmorphologie.

wie wir das in Fig. 22 dargestellt haben? Es wäre in solchen einzelnen „Elementarprozessen" durchaus auch mit einem Hin- und Herpendeln der phylogenetischen Entwicklung zu rechnen. Der einzige Grund, der gegen ein Hin- und Herpendeln angeführt wird, ist ja das „Dollosche Irreversibilitätsgesetz". Dieses aber gilt (vgl. Zimmermann 1938, S. 97 ff.) offensichtlich nur für kompliziertere Wandlungen, nicht aber für einfache Elementarprozesse. Beispielsweise wäre es denkbar, daß schon einmal im *Sphenopteris*-Stadium (in Übereinstimmung mit den meisten paläozoischen Pteridophyllen) ein relativ langgestrecktes Blatt mit schwachen Basalfiedern erworben wurde, und daß dann bei den gemeinsamen *Anemonen*-Ahnen eine Stauchung auftrat (also wie etwa bei der Blattgestaltung von *Pulsatilla patens*). Die langgestreckte Blattform von *Pulsatilla vulgaris* wäre in diesem Falle ein Rückschlag zum *Sphenopteris*-Typ. Irgendein zwingender Grund liegt jedoch nicht vor, für die gemeinsamen *Pulsatilla*-Ahnen diese gestauchte Form des *Ranunculus*-Typs als eine gemeinsame Ahnenform anzunehmen. Denn innerhalb der Gattung *Pulsatilla* (bzw. der Sekt. *Campanaria*) ist zwar der Formenkreis von *Anemone (Pulsatilla) patens* geographisch relativ weit verbreitet (von Ostdeutschland über ganz Asien bis Nordamerika). Aber er ist doch eine morphologisch relativ eng umschriebene Formengruppe gegenüber den übrigen Formen, die meist das typische Pulsatillenblatt besitzen.

d) Minderung der Zipfelzahl (gelegentlich auch Mehrung gegenüber dem *Pulsatilla*-Typ). Wir haben oben schon die am terminalen Blatteil lokalisierte Minderung der Zipfelzahl besprochen. Diese relative Minderung führt im extremen Fall zum *Helleborus*-Typ (Fig. 20), daß also der Terminallappen ganz oder fast ganz unverzweigt bleibt, während basal noch in katadromer Folge jeweils eine Fieder II., III. und unter Umständen auch IV. Ordnung ausgegliedert wird.

Prinzipiell in gleicher Weise kann das Blatt auch in seiner Gesamtheit eine Reduktion der Fiederzahl aufweisen. So nimmt beispielsweise innerhalb der Gesamtart *Pulsatilla vulgaris* die Fiederzahl in allen Blatteilen von Westen nach Osten ab. Die Formen der östlichen ssp. *grandis* besitzen erheblich weniger Blattzipfel als die der westlichen ssp. *germanica*.

Grundsätzlich drückt sich in der geringen Zipfelzahl der Verlust der weiteren Verzweigungsfähigkeit also das begrenzte Spitzenwachstum der Blätter aus. Ein wenig gegliedertes Blatt hat als abgeleitetes Merkmal verhältnismäßig früh die Ausgliederung von Fiedern eingestellt.

Wiederum ist aber auch hier die Frage nicht von der Hand zu weisen, ob innerhalb der Ranunculaceen der Entwicklungsgang hin und her gependelt habe. Die Frage nach der Ursprünglichkeit der stark verzweigten oder der weniger stark verzweigten Formen läßt sich daher nicht generell, sondern nur für die einzelnen Formenkreise behandeln. Für *Pulsatilla* selbst komme ich noch anderweitig auf diese Frage zu sprechen. Hier sei nur ausgeführt, daß solch extreme Formen, wie der *Helleborus*-Typ (vgl. Fig. 20) in der Reduktion der Zipfelzahl offensichtlich stark abgeleiteten Bau zeigen.

Es wird immer noch in der morphologischen Literatur zu wenig beachtet, daß die Ranunculaceen-Blätter, wie allgemein die Dikotylenblätter, in manchen Punkten viel mehr primitive Merkmale bewahrt haben als die meisten heutigen Farnwedel (z. B. der Polypodiaceen). Auf diese primitive Organisation der Blätter von *Delphinium*, *Nigella*, *Pulsatilla* u. a. hat meines Wissens zuerst Heidenhain ausführlicher hingewiesen. Da aber Heidenhain seine Ansichten weder in der Form der herrschenden botanischen Morphologie noch in einer phylogenetischen Formulierung vorgebracht hat, sind seine Befunde vielfach mißverstanden worden. Das ist sehr bedauerlich. Denn das reiche Material Heidenhains hat auf diese Weise nicht die Beachtung gefunden, die es verdient. Auch ist es meines Wissens bisher noch nicht als wertvolles Belegmaterial für phylogenetische Schlüsse (gerade in den hier erörterten Fragen) verwendet worden.

Die Heidenhainschen Darlegungen über „Entwicklung", „Spaltung" usw. sind natürlich nicht als eine unmittelbare Darlegung von ontogenetischen Wandlungen zu verstehen, wie man das offenbar manchmal gemeint hat. Selbstverständlich „spaltet" sich der Vegetationspunkt bei einem heutigen Fiederblatt nicht als ein dichotomes Gebilde in zwei gleichwertige Gabeläste[1]). Sondern bei Heidenhains Ableitungen handelt es sich zunächst um Reihen und Zusammenstellungen fertig entwickelter Blätter. Im Zusammenhang mit der von uns bei *Pulsatilla* angeschnittenen Fragen lassen sich aber Heidenhains Befunde — gerade weil es sich um Reihen verschiedenartiger Blätter handelt — leicht phylogenetisch formulieren und als phylogenetisches Material verwerten. Um diese Verwendung im Rahmen unserer *Pulsatilla*-Untersuchung zu ermöglichen, möchte ich einige Hauptergebnisse Heidenhains in einer phylogenetischen Formulierung — die allerdings nicht in Heidenhains Absicht lag — versuchen:

1. „Spaltungsgesetz". Die „primitive Urform" der Blattgestalten, die „*Dichotomia vera*" (nach Heidenhain), entspricht vollständig dem gabeligen Telomstand wie er von Potonié, Lignier, dem Verf. u. a. als phylogenetische Ausgangsform der Kormophyten angesehen wurde. Der „Übergang" zur „*Dichotomia stricta*" entspricht Potoniés Vorstellung, daß sich aus einem gegabelten Thallus entsprechend der obigen Fig. 22 A—F ein Fiederblatt mit wechselständigen Fiedern gebildet hat. Heidenhains Übergang zur „*Forma symmetrica*" entspricht den Vorstellungen, wie sie u. a. auch Schoute entwickelt hat, daß gegenständige Organstellungen durch Reduktion eines Internodiums (Verf. würde hier allgemeiner sagen

1) Nur in sehr übertragenem, phylogenetisch abgewandeltem Sinne kann man auch die seitliche Aussprossung eines Primordiums (etwa in Fig. 3 A) eine „Spaltung" des Vegetationskegels nennen.

eines „Mesoms") in wechselständige Stellungen umgewandelt werden. Die „*Forma conjugans*" nach Heidenhain ist eine Übergangsbildung in diesem Prozeß, der in Fig. 22 E—G dargestellt ist.

2. Katadromieregel („Übergangsregel" nach Heidenhain). Beim Zutreffen dieser Regel stehen an den wechselständig gefiederten Blättern jeweils die basalen Fiederchen höherer Ordnung auf der katadromen[1]) Seite (außerhalb des „Übergangswinkels" nach Heidenhain).

Es ist auffällig, daß gerade dieses primitive Merkmal nicht nur bei altertümlichen Pteridophyllen, sondern auch bei Dikotylen, u. a. beim Blatt von *Pulsatilla* vorherrscht. Man kann am einfachsten anschaulich machen, daß es sich hier um ein primitives Merkmal handelt, indem man in der phylogenetisch ursprünglichen Gabel eines solchen Fiederblattes als Winkelhalbierende eine Symmetrielinie entsprechend der Fig. 22 E legt. Genau so wie bei der Gabelung diese Winkelhalbierende den ganzen Telomstand in zwei spiegelbildlich gleichartig aufgebaute, rechte und linke Hälften teilte, so teilt die genannte Linie auch im Fiederblatt das ganze Blatt in zwei grundsätzlich entsprechend aufgebaute Teile. Besonders deutlich ist diese Symmetrie dann, wenn abnormerweise die Fiedern I. Ordnung wechselständig gestellt sind (Fig. 23 B). In diesem Falle sind die tragenden Mesome auch an den Seitenfiedern länger, wenn das symmetrische Mesom der Rhachis verlängert ist und umgekehrt (Fig. 23 B). Unter vielen Tausenden von *Pulsatilla*-Blättern, die ich daraufhin angesehen habe, findet sich höchstens ein oder das andere Blatt mit anadromer Basalfieder.

Bei den heutigen Farnwedeln (u. a. bei den Polypodiaceen) herrscht andererseits — im Gegensatz zu den paläozoischen Pteridophyllen — eine anadrome Verzweigung; d. h. bei der Übergipfelung wird nicht das katadrome, sondern das anadrome Fiederchen als Basalfiederchen übergipfelt und beiseitegedrängt. Bei kleineren Polypodiaceen-Blättern und anderen heutigen Farnwedeln ist dieser anadrome Aufbau auch meist leicht erkennbar. Jedoch zeigen gerade die größeren Polypodiaceenwedel z. B. von *Athyrium filix femina*, *Dryopteris (Aspidium) filix mas*, *Pteridium aquilinum* u. a. eine weitere Komplikation, die das Verständnis des Aufbaus bisher erschwert hat. Hier sind nämlich in den unteren Blattabschnitten die ersten Fiederchen der basiskopen Flanken gewissermaßen gegen die Ansatzstelle der Gesamtfieder zu verschoben. Etwa das 3. oder 4. unterste Fiederchenpaar erscheint darum gegenständig, und die alleruntersten Fiederchen der basiskopen Flanke stehen wieder, wie beim *Pulsatilla*-Blatt, scheinbar als katadrome Basalfiederchen. Doch zeigt die Leitbündelanatomie hier eine sekundäre Verschiebung an. Die genannten Fiederchen weisen nämlich auf der akroskopen Flanke der Fieder I. Ordnung eine viel länger sich hinziehende Verwachsung als die zugehörigen Fiederchen auf der basiskopen Flanke. Insgesamt ergibt sich aber durch diese Fiederstellung bei solchen „Spezialisten" des Fiederblattes, wie es die Polypodiaceen-Wedel darstellen, eine geradezu ideale Flächenausnutzung.

3. Das „Quotientengesetz" nach Heidenhain. Den „numerischen Blattquotienten" berechnet man nach Heidenhain, indem man die freien Endzipfel[2]) etwa eines Fiederblattes wie *Pulsatilla* auf den beiden Seiten der Haupt- oder Nebenachse ermittelt und den Quotienten feststellt.

1) Katadrom ist die Seite, die nach der morphologischen Basis des tragenden Organs schaut, anadrom ist die entgegengesetzte Seite.

2) bzw. entsprechend die Gabelstellen.

An einer Hauptachse von *Pulsatilla* stehen bei streng spiegelbildlicher Symmetrie, also wenn alle Fiedern I. Ordnung entsprechend ihrer gegenständigen Stellung auch paarweise gleichgestaltet sind, rechts und links genau gleich viel Zipfel. Der „numerische Blattquotient" in bezug auf die Hauptachse wäre also gleich 1.

Anders bei wechselständigen Fiederblättern! Solche wechselständigen Systeme werden z. B. durch die Fiedern I. Ordnung eines *Pulsatilla*-Blattes repräsentiert. Es ist ohne weiteres anschaulich, daß eine *Pulsatilla*-Fieder I. Ordnung auf ihrer Unterseite mehr Zipfel trägt als auf der Oberseite. Heidenhain fand hier das zunächst überraschende Resultat, daß gerade Blätter mit „primitivem" Charakter auf der basiskopen Seite ihrer Fiedern I. Ordnung fast genau doppelt soviel Zipfel haben wie auf der akroskopen Seite. Der numerische Blattquotient für diese wechselständig gefiederten Teile ist also angenähert 2 (genauer meist zwischen 1,8 und 1,9).

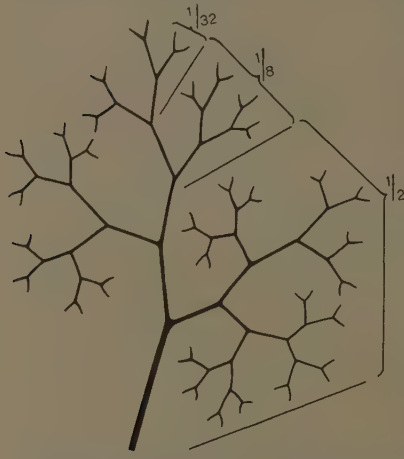


Fig. 25. Übergipfelung ohne Verminderung der übergipfelten Telome, Schema.

Wie kommt das? Nehmen wir irgendein wechselständig gefiedertes System, etwa ein wechselständig gefiedertes Blatt wie in Fig. 22 D vor und machen zunächst noch folgende weitere Annahme: Bei der Übergipfelung sollen alle die Zipfel, die die dichotome Urform trugen, erhaltengeblieben sein. Das heißt in der dichotomen Urform (ähnlich Fig. 22 A) waren rechts und links von jedem Gabelast gleich viel Zipfel. Entsprechend unserer (praktisch selten genau verwirklichten) Annahme müßte also auch nach der Übergipfelung jede übergipfelte Seitenfieder genau soviel Zipfel haben, wie der übergipfelnde übrige Blatteil (Fig. 25). Berechnen wir nun unter dieser Voraussetzung die Zahl der auf einer Seite stehenden Zipfel! Die unterste Fieder (rechts in Fig. 25) würde die Hälfte aller Zipfel des betreffenden Systems umfassen. Die nächste, in bezug auf die Mittelachse gleichwertige Fieder (nach links in Fig. 25) kommt für unsere Berechnung unmittelbar nicht in Frage, weil sie nach links abgeht. Nur zur Orientierung sei gesagt, daß sie nach unserer Voraussetzung $^1/_4$ der gesamten Zipfelzahl umfassen müßte. Infolgedessen enthält die 3. Fieder, die wieder nach rechts schaut, nur $^1/_8$ der Zipfelzahl. Die nächste nach rechts schauende 5. Fieder schließt $^1/_{32}$, die 7. Fieder $^1/_{128}$ usf. ein. Kurz — immer unter der Voraussetzung, daß gegenüber der dichotomen Urform keine Reduktion eingesetzt hat — erhalten wir als Zahl der Zipfel der nach rechts abzweigenden Fiedern, wenn es n solche Fiedern gibt

$$\frac{1}{2}+\frac{1}{8}+\frac{1}{32}+\cdots+\frac{1}{2\cdot 4^{n-1}}=\frac{1}{2}\left(1+\frac{1}{4}+\frac{1}{4^2}+\cdots\frac{1}{4^{n-1}}\right)$$

$$=\frac{1}{2}\,\frac{1-\frac{1}{4^n}}{1-\frac{1}{4}}=\frac{2}{3}\left(1-\frac{1}{4^n}\right);$$

bei großem n ist also diese Zahl angenähert gleich $^2/_3$. Das heißt, sofern keinerlei Ausfall von Blattfiedern stattgefunden hat, stehen (in Übereinstimmung mit Heidenhains Blattquotienten 2) an einem wechselständig gefiederten Blattsystem $^2/_3$ der Zipfel auf der einen und entsprechend $^1/_3$ der Zipfel auf der anderen Seite. Oder umgekehrt, wenn man an einem Blatt einen numerischen Blattquotienten von ungefähr 2 feststellen kann, dann liegt hinsichtlich der Zipfelzahl ein relativ ursprüngliches Blatt vor.

Für *Pulsatilla* fand ich, jeweils aus 10 Blättern, folgende numerische Blattquotienten[1]):

	numerischer Blattquotient
ssp. *germanica*, schmalzipfelige Form, von Gambach (Bergstraße)	1,91
ssp. *germanica*, breitzipfelige Form, von Inzigkofen bei Sigmaringen	1,83
ssp. *grandis*, von Baden bei Wien	2,03.

Auch nach den numerischen Blattquotienten gehört also das Laubblatt von *Anemone Pulsatilla* zu den primitiven Blatt-Typen.

Das Quotientengesetz deckt sich in seinem phylogenetischen Kern mit einer Beobachtung, die schon C. Nägeli (vgl. Schüepp 1933, S. 257) an Fiederblättern gemacht hat. Wenn man — an der Basis beginnend — die Zahl der Verzweigungsstellen bis zu irgendeinem Endzipfel durchzählt, kommt man in primitiven Blättern immer zur gleichen Zahl, einerlei ob man die aufeinanderfolgenden Verzweigungen an einer Haupt- oder Nebenachse zusammenzählt. Dementsprechend haben natürlich die Achsen II. und folgender Ordnung jeweils um so weniger Verzweigungen, je höher sie eingefügt sind. Diese letztere Beobachtung läßt sich auch bei *Pulsatilla* machen. Im übrigen sind jedoch hier die Achsen höherer Ordnung gegenüber dem Urzustand zahlenmäßig so reduziert, daß man im allgemeinen an der Hauptachse mehr Verzweigungen (8—14) zählt als an den Seitenachsen (3—12).

Zusammenfassung über die phylogenetischen Zusammenhänge bei Ranunculaceen-Blättern.

Primitiver gestaltete Umrisse als beim *Pulsatilla*-Typ sind:

1. *Nigella.* Hier ist eine etwas häufigere Wechselständigkeit der Fiedern I. Ordnung festzustellen.

2. *Ranunculus*-Typ einschließlich Blätter von *Anemone (Pulsatilla) patens.* Hier sind die basalen Blatteile bzw. die basalen Fiedersysteme so stark entwickelt, daß sie (entsprechend dem ehemaligen Gabelblatt) dem Terminalblatt an Masse gleichkommen.

Wir lassen es jedoch dahingestellt, ob solche primitive Merkmale wirklich auf eine unveränderte Übermittlung aus den Urzeiten des Kormophytenblattes hinweisen, oder ob sie nicht als sekundäre Rückschläge zu bewerten sind.

---

1) Es wurden dabei übereinstimmend mit der Gepflogenheit Heidenhains, jeweils die basiskopen und die akroskopen Zipfel an allen Fiedern I. Ordnung zusammengezählt. Der numerische Blattquotient sagt also über die Symmetrie bzw. Asymmetrie der Fiedern I. Ordnung etwas aus.

Im übrigen besitzt der *Pulsatilla*-Typ zweifellos sehr viele primitive Merkmale insbesondere in seiner ausgesprochenen fiedrigen Grundstruktur mit wenig verwachsenen Fiedern. Mindestens innerhalb der Ranunculaceen-Phylogenie fehlt jeder Anhaltspunkt dafür, diese Merkmale anders als primitiv zu bewerten. Ob jedoch früher — etwa bei den mesozoischen Ahnen — diese Merkmale vorübergehend schon einen stärker abgeleiteten Zustand erreicht hatten, ob also damals z. B. schon die Blätter stärker verwachsen waren, ist schwer zu entscheiden. Dazu sind diese mesozoischen Angiospermen bzw. Angiospermenahnen zu schlecht bekannt.

V. Vergleich der drei Entwicklungsreihen.

Jeder Vergleich braucht eine gemeinsame Ebene. Zunächst: Was haben die verschiedenen Entwicklungsreihen (vgl. oben S. 417) in ihrer äußeren Erscheinung gemeinsam?

Gemeinsam ist den drei Entwicklungsreihen das Bild des fertig ausgebildeten Laubblattes. Es erscheint als Endglied sowohl in der ontogenetischen Entwicklungsreihe des Laubblattes, wie in seiner phylogenetischen Reihe. Und schließlich ist es ein Glied der ontogenetischen Blattfolge. Der Vergleich der drei Entwicklungsreihen legt die Frage nahe: Gleichen sich etwa in der Ontogenie und Phylogenie nicht nur die Endstadien, sondern auch die vorangehenden Stadien? Stimmen also die ontogenetischen Vorstadien des Laubblattes mit den phylogenetischen Ahnenformen überein? Oder stimmen diejenigen Phyllome, die in der Blattfolge dem Laubblatt vorangehen, in ihren abweichenden Merkmalen besser zu den phylogenetischen Ahnenformen? Bekanntlich bejaht das „Biogenetische Grundgesetz“ diese Übereinstimmung. Zweifellos gibt es — namentlich bei den Pteridophyten — auch in der Blattentwicklung recht viele übereinstimmende Fälle von ontogenetischen und phylogenetischen Reihen. Zum Beispiel zeigen die Erstlingsblätter vieler Farne eine deutliche Gabelstruktur (vgl. Zimmermann 1930, S. 216ff. u. 384, sowie Orth). Für *Pulsatilla* kann man aber wenig Ähnlichkeit der betreffenden Reihen feststellen. Weder das ungeteilte Laubblattprimordium noch die ungeteilten Kotyledonen haben in den vom Laubblatt abweichenden Merkmalen eine Ähnlichkeit mit der gabeligen thallophytischen Urform des Laubblattes. Höchstens könnte man in der meist wechselständig gefiederten Aderung der Kotyledonen ein relativ ursprüngliches Merkmal sehen. Im übrigen sind — wie oben schon mehrfach festgestellt werden konnte — die Jugendstadien der Angiospermen im allgemeinen typische „Larvenstadien“. Es ist eine Eigentümlichkeit der Angiospermen im Zusammenhang mit ihrer Samen-

fortpflanzung, mit ihrem Knospenschutz u. dgl. die Jugendstadien besonders intensiv zu betreuen. Derartige Fälle (zu denen auch die oben S. 447ff. behandelte Karpellentwicklung gehört) führen aber zu den „kaenogenetischen" Abweichungen, die schon Haeckel als Ausnahme des „Biogenetischen Grundgesetzes" bezeichnet hat.

Gerade solche, bei *Pulsatilla* sehr klar verfolgbaren Ausnahmen sind eine Warnung vor der Überschätzung des „Biogenetischen Grundgesetzes" zur Aufhellung der Phylogenie. Und noch mehr warnen sie davor, daß man in der Annahme, die Ontogenie sei das entscheidende Zeugnis für alle „Entwicklungsvorgänge", die verschiedenen Entwicklungsreihen verwechselt.

Genau das gleiche gilt für Beziehungen zwischen den anderen Reihen. Ich erinnere als Beispiel nur nochmals an die Zusammenhänge zwischen der Querschnittsfolge heutiger Blätter und der Blattphylogenie (vgl. oben S. 434f.). Wir wollen keineswegs bestreiten, daß Beziehungen zwischen solchen Reihen bestehen. Aber es ist ein logischer Fehler, wenn man von vornherein annimmt, die Gestalt und Struktur der heutigen Blattbasis müsse übereinstimmen mit der Gestalt jener ursprünglichen Organismen, die als Ahnen an der Basis der betreffenden Stammreihe stehen. Es ist unberechtigt, wenn man lediglich unter Hinweis auf solche heutigen anatomischen oder ontogenetischen Befunde phylogenetische Ansichten abtut.

Wenn immer wieder von einem Primat „der Morphologie" vor „der Phylogenie" gesprochen wird („erst muß die morphologische Frage gelöst sein, ehe man die phylogenetische Frage stellt"), so ist diese Formulierung vieldeutig. Denn man kann unter der „morphologischen" und unter der „phylogenetischen" Frage sehr Verschiedenes verstehen. In rein phytographischer, also statisch-deskriptiver Hinsicht ist die Forderung nach einem Primat der morphologischen Untersuchung durchaus berechtigt: Selbstverständlich muß man hinsichtlich der Gestalt, Stellung u. dgl. der erörterten Organe gut Bescheid wissen, ehe man an phylogenetische Erörterungen geht. Diese rein phytographische Aufgabe ist namentlich bei vielen Fossilien keineswegs einfach.

Meist zielt aber die Forderung nach „Lösung der morphologischen Frage" viel weiter. Diese Forderung schließt sowohl die Untersuchung ontogenetischer Entwicklungsreihen oder die Untersuchung der Anatomie, wie auch eine „vergleichende" Betrachtung der Organe verschiedenartiger Pflanzen und ihre Gruppierung ein. Erst nachdem ein diskutiertes Organ — sagen wir ein Karpell — durch diese ontogenetischen, anatomischen und vergleichenden Untersuchungen mit irgendeinem Universalstempel: „Blatt", „Sproß", „Organ sui generis" oder dergleichen

versehen ist, darf man nach der geschilderten Auffassung an phylogenetische Untersuchungen gehen. Ich halte diese Auffassung für grundfalsch. Es ist zwar unbedingt wissenschaftlich wertvoll, die ontogenetische Entwicklung, die anatomische Struktur und dergleichen gründlich zu untersuchen. Wie wir schon wiederholt unterstrichen haben, kann ferner in manchen Fällen der ontogenetische oder der anatomische Befund einen Fingerzeig für phylogenetische Erkenntnisse geben. Ganz unmöglich ist es aber, auf Grund solcher ontogenetischen oder anatomischen Befunde eine Gruppierung der Organe verschiedenartiger Pflanzen vorzunehmen, also weitgehend phylogenetische Entscheidungen vorwegzunehmen und dann durch einen Circulus vitiosus auf die Phylogenie zu schließen.

Nein, sowohl die ontogenetische, wie die anatomische, wie die phylogenetische Forschung kommen nur dann richtig vorwärts, wenn jede Arbeitsrichtung in erster Linie um die Erkenntnisse auf ihrem eigenen Gebiete ringt, und wenn man erst danach zu weiteren Schlußfolgerungen die Ergebnisse der verschiedenen Gebiete untereinander vergleicht.

Das scheint vielleicht für einen Naturwissenschaftler eine Selbstverständlichkeit. Es ist aber an zahlreichen Beispielen leicht zu zeigen, wie weit wir in der Morphologie noch von der Anerkenntnis grundsätzlicher Selbstverständlichkeiten entfernt sind.

Der deutschen Forschungsgemeinschaft, die meine Untersuchungen an *Pulsatilla* unterstützt hat, spreche ich auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank aus.

Literatur.

Antoniewicz, J., Contributions à l'étude de la morphologie de la feuille pennée. Bull. Int. Acad. Pol. (Krakau) Cl. sc. math. nat. Sér. B (1925) 403 (ersch. 1926). — Arber, A., Root and shoot in the Angiosperms. Ebenda (1930) **29,** 297. Studies in floral morphology. New Phytol. (1931) **30,** 11, 172, u. (1932) **31,** 145. — Dies., Floral anatomy and its morphological interpretation. Ebenda (1933) **32,** 231. — Dies., The interpretation of the flower. Biolog. Review (1937) **12.** — Arber, E. N., u. Parkin, J., On the origin of Angiosperms. Jour. of Linn. Soc. Bot. (1907) **38,** 29. — Baillon, H., Monographie des Renonculacées. Paris 1866. — Beauverd, G., Documents systématiques relatifs à la connaissance phylogénétique des genres *Pulsatilla* et *Erythronium*. Verh. Naturf. Ges. Basel (1923/24) **35,** I. T. — Bitter, G., Vergleichend-morphologische Untersuchungen über die Blattformen der Ranunculaceen und Umbelliferen. Flora (1897) **83,** 223. — Busse, A., Vergleichende Untersuchungen der Blumen-, Kelch- und Laubblätter der Ranunculaceen. Diss. Kiel 1914. — Candolle, M. C. de, Anatomie comparée des feuilles chez quelques familles de Dicotylédones. Genève 1879. — Compton, R. H., An anatomical study of syncotyly and schizocotyly. Ann. Bot. (1913) **27,** 793. — Cook, O. F., Plant morphology. Morphology and evolution of leaves. Journ. Washington Acad. Sc. (1916) **6,** 537. — Ders., Evolution of the compound leaves in walnuts and hickories etc. Journ. of Heredity (1923) **14,** 77. — Deavie, C. C., On the leaf trace in some pinnate leaves. Proc. Royal Soc. Edinburgh (1917) **52,** 1. — Delpino, F., Rapporti tra la evoluzione e la distribuzione geografica delle Ranuncolacee. Mem. Ac. Bologna 1899. Ser. 5, **8,** 17. — Domin, K., Phylogenetic evolution of the phyllome. American Journal of Botany (1931) **18,** 237. —

Eames, A. J., The vascular anatomy of the flower usw. Americ. Journ. Bot. (1931) **18,** 147. — Eichler, A. W., Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes. Diss. Marburg 1861. — Foster, A. S., Salient features of the problem of bud-scale morphology. Biol. Rev. (1928) **3,** 123. — Ders., Leaf development. Am. Journ. of Bot. (1929) **16,** 44. — Comparative histogenesis of foliar transition forms in *Carya*. Univ. California Publ. Bot. (1935), **19,** 159. — Ders., A histogenetic study of foliar determination in *Carya Buckleyi* var. *Arkansana*. Amer. Jour. Bot. (1935) **22,** 88. — Ders., Leaf differentiation in Angiosperms. Bot. Rev. (1936) **2,** 351. — Ders., Structure and behavior of the marginal meristem in the bud scales of Rhododendron. Amer. Journ. Bot (1937) **24,** 305. — Ders. u. Barkley, Fr. A., Organization and development of foliar organs in *Paeonia officinalis*. Americ. Journ. Bot. (1933) **20,** 365. — Goebel, K., Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Bot. Ztg. (1880) **38,** 812. — Ders., Gesetzmäßigkeiten im Blattaufbau. Bot. Abh. (1922) 1. — Ders., Organographie der Pflanzen, 3. Aufl. Jena 1928ff. — Goffart, J., Recherches sur l'anatomie des feuilles dans les Renonculacées. Arch. de l'inst. Bot. Univ. Liège (1902) **3.** — Grégoire, V., La valeur morphologique des carpelles dans les Angiospermes. Bull. Cl. Sc. Acad. R. Belg. Brüssel (1931) **17,** 1286. — Ders., Sporophylles et organes floraux . . . Rec. trav. bot. néerl. (1935) **32,** 453. — Ders., La morphogenèse et l'anatomie morphologique de l'appareil floral I. Le carpelle. La Cellule (1938) **47,** 287. — Hagerup, O., Zur Abstammung einiger Angiospermen durch Gnetales und Coniferae. II. Centrospermae und III. The Gynaecium of *Salix cinerea*. Kgl. Danske Vidensk. Selskab. Biol. Medd. (1936) **13,** H. 6, und (1938) **14,** H. 4. — Heidenhain, M., Die Spaltungsgesetze der Blätter. Jena 1932. — Janczewski, E., Zawilec. *Anemone* L. Rozpraw Wydz. mat.-przyrodn. Ak. Umiej. Krakau (1892) **22** (Ber. v. 5. Dez. 1890). — Ders., Etudes morphologiques sur le genre *Anemone* L. Revue générale de botanique (1892) **4,** 34. — Irmisch, Th., Zur Morphologie der monokotylischen Knollen- und Zwiebelgewächse. Berlin 1850. — Ders., Über einige Ranunculaceen XIV und XV. Bot. Ztg. (1856) **14,** 11 u. (1857) **15,** 81. — Kumazawa, M., Studies on the structure of japanese species of *Ranunculus*. Journ. Fac. Sc. Sect. III. Bot. (1930) Part. 3, S. 297. — Ders., The medullary bundle system in the *Ranunculaceae* usw. Bot. Mag. Tokyo (1932) **46,** 237. — Ders., Morphological studies of *Anemonopsis*, *Actaea* and *Cimicifuga*. Journ. Fac. Sc. Imp. Univ. Tokyo (1932) **2,** 413. — Ders., Comparative studies on the vernation in the *Ranunculaceae* and *Berberidaceae*. Journ. Jap. Bot. (1937) **13,** 573. — Ders., On the ovular structure in the *Ranunculaceae* and *Berberidaceae*. Journ. Jap. Bot. (1938) **14,** 10. — Ders., Systematic and phylogenetic consideration of the *Ranunculaceae* and *Berberidaceae*. Bot. Mag. (1938) **52,** 9. — Lam, H. J., Beiträge zur Morphologie der *Burseraceae* usw. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg (1932) **43,** 97. — Ders., The *Burseraceae* of the Malay Archipelago usw. Bull. Jard. Bot. Buitenzorg, 3. Ser. (1932a) **12,** 281. — Ders., Phylogeny of single features usw. Gardens Bull. Straits Settlements (1935) **9,** 98. — Ders., Phylogenetic symbols past and present. Act. Biotheor. Ser. A (1936) **2,** 153. — Lang, W. H., and Cookson, I. C., On a Flora, including vascular land-plants, associated with *Monograptus* in rocks of Silurian age from Victoria Australia. Philosophical Transactions Royal Society London Ser. B. (1935), **224,** 421. — Mattfeld, J., Das morphologische Wesen und die phylogenetische Bedeutung der Blumenblätter. Ber. Deutsch. Bot. Ges. (1938) **56,** 86. — Mercklin, E. v., Zur Entwicklungsgeschichte der Blattgestalten. Jena 1846. — Meyer, A., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Ranunculaceen. Diss. Marburg 1884. — Miller, E. W., Schizocotyly in certain Ranunculaceous seedlings. Trans. and Proc. Bot. Soc. Edinburgh (1927) **30,** 21. — Newman, I. V., Studies in the Australian Acacias III u. VI. Proc. Linnean Soc. of New. South Wales (1934) **59,** 237 und (1936) **61,** 56. — Orth, R., Zur Morphologie der Primärblätter einheimischer Farne. Flora (1938) **133,** 1. — Potonié, H., Grundlinien der Pflanzenmorphologie im Lichte der Palaeontologie. Jena 1912. — Prantl, K., Beiträge zur Morphologie und Systematik der Ranunculaceen. Bot. Jahrb. Syst. (1887) **9,** 225. — Raßner, E., Primitive und abgeleitete Merkmale im Blütenbau einiger Ranunculaceen. Diss. Marburg 1931, u. Planta (1931) **15,** 192. — Saunders, E. R., Illustrations of carpel polymorphism. New Phytol. (1930) **29,** 44. — Dies., On some recent contributions and criticisms dealing with the morphology in Angio-

sperms. New Phytol. (1932) **31,** 174. — Schöffel, K., Untersuchungen über den Blütenbau der Ranunculaceen. Planta (1932) **17,** 315. — Schrödinger, R., Der Blütenbau der zygomorphen Ranunculaceen usw. Abh. k. k. Zool. Botan. Ges. Wien (1909) **4,** H. 5. — Ders., Das Laubblatt der Ranunculaceen. Abh. k. k. Zool.-Botan. Ges. Wien (1914) **8,** H. 2. — Ders., Phylogenetische Ansichten über Scheiden und Stipularbildungen. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien (1919) **69,** 162. — Schüepp, O., Die Arbeiten Carl Nägelis zur Entwicklungsgeschichte der Blätter. Verhandl. Naturforsch. Ges. in Basel (1933) **44,** 223. — Ders., Über Spaltungsgesetze der Blätter. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. (1934) **51,** 443. — Über periodische Formbildung bei Pflanzen. Biological Review (1938) **13,** 59. — Seybold, A., Untersuchungen über die Formgestaltung der Blätter der Angiospermen. Bibl. Gen. (1927) **12,** 1. — Sinnott, E. W., u. Bailey, J. W., Investigations on the phylogeny of the Angiosperms. Americ. Journ. Bot. (1915) **11,** 1. — Sinia, H. R., Zur Phylogenie der Fiederblätter der Burseraceen und verwandter Familien. Diss. Zürich 1938. — Spemann, W., Zur Geschichte und Kritik des Begriffs der Homologie. Kultur der Gegenwart Teil 3, Abt. 4 (1915) **1.** — Sterckx, R., Recherches anatomiques sur l'embryon et les plantules des Renonculacées. Mem. Soc. roy. Sc. Liège 3 Ser. (1899) **2.** — Thompson, J. Mc., On the floral morphology of *Elettaria cardamomum* Maton. Publ. Hartley Bot. Labor., Liverpool (1936) Nr. **14.** — Ders., On the gynoecial apex and the terminal legume of *Acacia* usw. Hartley Bot. Labor. Liverpool (1936) Nr. **16.** — Ders., On the place of ontogeny in floral enquiry. Hartley Bot. Labor., Liverpool (1937) Nr. **17.** — Thomas, H. H., The early evolution of the Angiosperms. An. Bot. (1931) **45,** 647. — Ders., The nature and origin of the stigma. New Phytol. (1934) **33,** 173. — Ders., On the concepts of plant morphology. New. Phytol. (1935) **34,** 113. — Troll, W., Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte. Berlin 1928. — Ders., Zur Auffassung des parakarpen Gynaeceums usw. Planta (1928) **6,** 255. — Ders., Beiträge zur Morphologie des Gynaeceums. Planta (1931) **14,** 1. — Ders., Morphologie der schildförmigen Blätter. Planta (1932) **17,** 231. — Ders., Über den Bau der Rhachis und seinen Einfluß auf die Spreitenbildung von Fiederblättern. Planta (1934) **22,** 80. — Ders., Vergleichende Morphologie der Fiederblätter. Nova Acta Leopoldina (1935) **2,** 315. — Ders., Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Berlin 1935ff. — Ders., Morphologie in „Fortschritte der Botanik für das Jahr 1935" (1936) **5,** 1. — Uittien, H., Über den Zusammenhang zwischen Blattnervatur und Sproßverzweigung. Rec. trav. bot. néerl. (1929) **25,** 390. — Velenovsky, J., Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Prag 1905—1910. — Watari, Sh., Anatomical Studies on the Vascular System in the petioles of some species of Acer . . . Journ. Fac. Sc. Univ. Tokyo Sect. III, Bot. 1936, **5,** 1. — Widder, F. J., Zur Kenntnis der *Anemone styriaca* usw. Fedde, Rep. (1933) **35,** 49. — Zamels, A., Beiträge zur Kenntnis des Formenkreises *Pulsatilla patens* (L.) Mill. Acta Horti Botanici Universitatis Latviensis (1926) **1,** 81. — Ders. u. Paegle, B., Untersuchungen über den anatomischen Bau der Blattstiele in der Gattung *Pulsatilla* Tourn. Acta Hort. Bot Univ. Latv. (1927) **2,** 133. — Zimmermann, W., Die Spaltöffnungen der *Psilophyta* und *Psilotales*. Zeitschr. f. Botanik (1926) **19,** 129. — Ders., Die Phylogenie der Pflanzen. Jena 1930. — Ders., Der Baum in seinem phylogenetischen Werden. Ber. D. Bot. Ges. (1930a) **48** (34). — Ders., Arbeitsweise der botanischen Phylogenetik. Handb. biol. Arbeitsmeth. (1931) Abt. IX, T. **3,** 941. — Ders., Objektive Form für Stammbäume. Aus der Heimat (1932) **45,** 245. — Ders., Genetische Untersuchungen an *Pulsatilla* I—III. Flora (1934) **129,** 158. — Ders., Grundfragen der Deszendenzlehre. Stuttgart 1934a (ff. Vortr. H. 5, Univ. Tübingen W.S. 1933/34). — Ders., Zwischenstufen zwischen Archegoniaten u. Samenpflanzen; unter Fortpflanzung in Handw. d. Naturw., 2. Aufl. (1934b) **4,** 353. — Ders., Die phylogenetische Herkunft der gegenständigen und wirteligen Blattstellung. Untersuchungen zur Gesamtphylogenie der Angiospermen II. Jahrb. wiss. Bot. (1935) **81,** 239. — Ders., Vererbung „erworbener Eigenschaften" und Auslese. Jena 1938. — Ders., Phylogenie in Verdoorn, Manual of Pteridology. Leiden 1938a, S. 558. — Ders., Die Telomtheorie. Der Biologe 1938b. — Ders., Die methodischen Grundfragen der stammesgeschichtlichen Forschung. Med. Klinik (1938c), Nr. 37.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

FLORA

ODER ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

HERAUSGEGEBEN VON

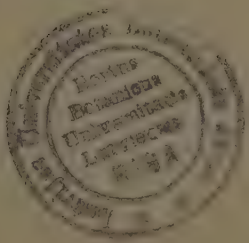
DR. O. RENNER

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

NEUE FOLGE. 33. BAND

DER GANZEN REIHE 133. BAND

MIT 165 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 4 TAFELN



586

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1938—1939

Alle Rechte vorbehalten

Printed in Germany

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
DVOŘÁK, B., Über die Bedingungen der Dornbildung bei *Robinia Pseudo-acacia* und Wuchsstoff. Mit 5 Abbildungen im Text . . .	111—130
HÖFLER, KARL, Nekrose in Sulfoharnstoff. Mit 5 Abbildungen im Text	131—142
HERBST, WALTER, Über die Wirksamkeit des gonadotropen Hypophysenvorderlappen-Hormons (Prolan) auf Pflanzen. Mit 8 Abbildungen im Text	328—344
HERTEL, WALTER, Beiträge zur Kenntnis maßhafter Beziehungen im Wasserhaushalt der Pflanzen. I: Untersuchungen über die Grundlagen der Meßmethodik und einige Meßergebnisse. Mit 23 Abbildungen im Text	143—214
KIRCHHEIMER, FRANZ, Tertiäre Dikotyledonenreste und ihr systematischer Wert. Mit 5 Abbildungen im Text und 3 Tafeln . .	239—296
ORTH, REINHARD, Zur Morphologie der Primärblätter einheimischer Farne. Mit 26 Abbildungen im Text	1—55
RENNER, O., Kurze Mitteilungen über Oenothera. III: Über gigas- und hemigigas-Formen und ihre Verwendung zur Untersuchung des cruciata-Merkmals. Mit 3 Abbildungen im Text	215—238
SCHNARF, KARL, und WUNDERLICH, ROSALIE, Zur vergleichenden Embryologie der *Liliaceae-Asphodeloideae.* Mit 12 Abbildungen im Text	297—327
SCHOCH-BODMER, HELEN, Die Veränderlichkeit der Pollengröße bei *Lythrum Salicaria.* Mit 7 Abbildungen im Text	69—110
SOONG, TUH-FAUNG, Beitrag zur Cytologie der Uredinee *Ochropsora Sorbi* Diet. Mit 15 Abbildungen im Text	345—364
STRUGGER, SIEGFRIED, Die lumineszenzmikroskopische Analyse des Transpirationsstromes in Parenchymen. I. Mitteilung: Die Methode und die ersten Beobachtungen. Mit 1 Abbildung im Text und Tafel I	56—68
ZEMKE, ERIKA, Anatomische Untersuchungen an Pflanzen der Namibwüste (Deutsch-Südwestafrika). Mit 30 Abbildungen im Text	365—416
ZIMMERMANN, WALTER, Genetische Untersuchungen an *Pulsatilla* IV. Die Entwicklung des *Pulsatilla*-Blattes als Grundlage für die Blattgenetik. Mit 25 Abbildungen im Text	417—492

Beiträge zur entwicklungsmechanischen Anatomie der Pflanzen

Von

Dr. Ernst Küster

Professor der Botanik in Gießen

Heft 2.

Über Plasmapfropfungen

Mit 25 Abbildungen im Text. IX, 90 S. gr.8° 1939 RM 5.—

Inhalt: Einleitung: Definition. Terminologie nach Giard. Tierische und pflanzliche Zellen. / 1. Autoplastische Plasmafusionen. Fusionserscheinungen an intakten Zellen und an Protoplastenfragmenten. 2. Homoplastische Plasmafusionen. 3. Heteroplastische Plasmafusionen. 4. Allgemeine Betrachtungen. / Literatur. Sachregister.

Der Verfasser berichtet hier über das Ergebnis von Untersuchungen, die in Gießen auf seine Veranlassung durchgeführt wurden. Die Mitteilungen folgen in erster Linie Gedankengängen, die im Hörsaal und Laboratorium des Botanischen Instituts während der letzten zwei Jahrzehnte oftmals diskutiert worden sind.

Unter Pfropfung oder Transplantation versteht man die Vereinigung mehrerer Individuen oder Teilstücke von solchen zu einem zusammenhängenden lebensfähigen Gebilde; wenn Operationen solcher Art nicht an Geweben oder Organen oder Organsystemen, sondern nur am Protoplasma, d. h. an Zellen oder Zellenfragmenten durchgeführt werden, so spricht man von Plasmatransplantation oder Plasmapfropfung. Plasmapfropfungen sind an pflanzlichem und namentlich an tierischem Zellenmaterial bereits in großer Zahl und mit gutem Erfolge durchgeführt worden. Das experimentelle Arbeiten mit Pflanzenzellen ist indessen wesentlich erschwert durch ihre Ausstattung mit einem schmächtigen Plasmawandbelag und einem großen Zellsaftraum, sowie vor allem durch die Umhüllung des Plasmas mit einer zähen Membran. Die Betrachtungen Küsters gelten nur den Pflanzenzellen.

Früher erschien:

Heft 1.

Über Zonenbildung in kolloidalen Medien. Zweite, neubearbeitete Auflage. Mit 80 Abbildungen im Text. X, 124 S. gr.8° 1931 RM 8.—

Naturwissenschaftliche Monatshefte. Jahrgang 29 (1932), Heft 2: Hinsichtlich der Kausalität der rhythmischen biologischen Erscheinungen ist es ein altes, viel umstrittenes Problem, ob die Organismen lediglich in Korrespondenz mit rhythmisch wechselnden Außenbedingungen rhythmisch reagieren oder ob solche Erscheinungen autonom sind, durch Verhältnisse bedingt werden, die sich im Inneren der Organismen auch bei gleichbleibenden Außenbedingungen verwirklichen. Ein neues Argument, das zugunsten der letzten Annahme spricht, machte Verf. 1913 in der Auflage dieses Buches geltend, in der er auf die auffallende Ähnlichkeit rhythmischer organischer Strukturen mit sogenannten Liesegangschen Zonen, d. h. mit den rhythmischen Kristallisations- und Fällungserscheinungen in toten Gelen in ausführlichem Vergleich hinwies. . . .

Verf. hat das Verdienst, durch seine erste Ausgabe wesentlich zur Klärung wichtiger biologischer Begriffe, besonders unserer Ansichten über das Verhältnis Außenwelt — Organismus beigetragen zu haben. Die physikalisch-chemischen Tatsachen sind jetzt im ersten Kapitel zusammengefaßt. Die biologischen Erscheinungen werden in den Abschnitten: Sphärokristalle und geschichtete Membranen, spangenförmige Membranverdickungen, Ringzeichnungen auf Blättern und Blüten, rhythmisch wechselnde Zuwachszonen, Hexenringe der Pilze eingehend besprochen und vorzüglich illustriert. . . . .

H. Freund, Halle a. S.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Vegetationsbilder

Begründet von G. Karsten und H. Schenck

Herausgegeben von Prof. Dr. H. Walter, Stuttgart

25. Reihe:

Heft 1: Rindenflechten der Alpen

Von

Dr. **Helmut Gams**

Innsbruck

12 Vegetationsbilder auf 6 Lichtdrucktafeln, 6 S. Text und 6 Blatt Tafelerklärungen 4° 1936 RM 4.—

Heft 2: Hochland und Hochgebirge von Yünnan und Südwest-Setschwan

Von

Dr. **Heinrich Handel-Mazetti**

Wien

III. Die kalttemperierte und Hochgebirgsstufe

6 Lichtdrucktafeln mit 9 Vegetationsbildern, 11 S. Text, 6 Blatt Tafelerklärungen und 4 Blatt Berichtigungen. 1937 RM 4.—

Heft 3: Südwest-Alaska

Von

Eric Hultén

10 Vegetationsbilder auf 6 Lichtdrucktafeln, 3 S. Text und 6 Blatt Tafelerklärungen. 1397 RM 4.—

Heft 4: Vegetationsbilder aus dem Bertiscus (Nordalbanische Alpen)

Von

K. H. Rechinger

Wien

11 Vegetationsbilder auf 6 Lichtdrucktafeln, 8 S. Text und 6 Blatt Tafelerklärungen. 1938 RM 4.—

Heft 5: Vegetationsbilder aus dem nördlichen Iran

Von

K. H. Rechinger

Wien

12 Vegetationsbilder auf 6 Lichtdrucktafeln, 5 S. Text und 6 Blatt Tafelerklärungen. 1939 RM 4.—